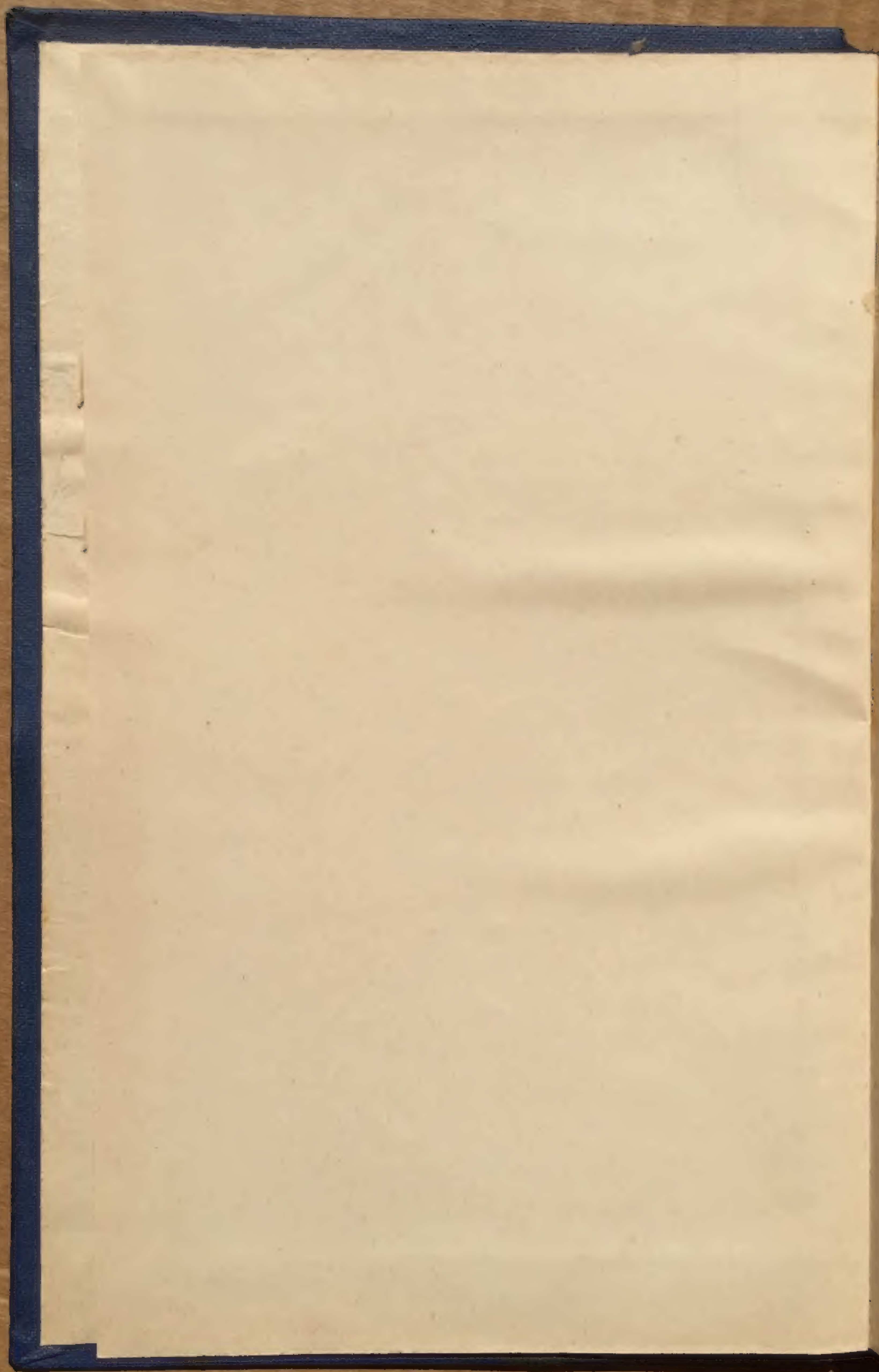


И. И. Ткачев

УСЛОВНЫЙ
РЕФЛЕКС
и
ПОДКОРКОВЫЕ
ОБРАЗОВАНИЯ
МОЗГА



71.

Н. Ю. Беляков

УСЛОВНЫЙ
РЕФЛЕКС
и
ПОДКОРКОВЫЕ
ОБРАЗОВАНИЯ
МОЗГА



ИЗДАТЕЛЬСТВО «МЕДИЦИНА»
Москва — 1965

Книга посвящена вопросу о значении подкорковых образований в высшей нервной деятельности. В ней приводятся собственные данные по наблюдению над бескорковыми животными (кошками), а также и другие экспериментальные материалы, на основании которых автор приходит к выводу, что подкорковые образования участвуют не только в осуществлении безусловных, но и условных рефлексов. В книге дискутируются такие важные, но остающиеся до настоящего времени спорными проблемы, как эволюция временных связей, вопрос о рассеянных элементах корковых анализаторов, о локализации процессов внутреннего торможения, о роли коры и подкорки в регуляции функции внутренних органов, об общей организации условного рефлекса и значении субкортикальных структур. Книга представляет интерес для физиологов, биологов, неврологов, психологов и др.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие от издательства	5
Предисловие	7
Простые и сложные безусловные рефлексы у декортициро- ванных животных	11
Рефлекторные реакции декортицированных животных на дистантные и контактные раздражители	13
Сложные безусловные рефлексы	27
Условные рефлексы у декортицированных животных	37
Двигательные оборонительные рефлексы	39
Пищевые условные рефлексы	54
Ориентация в пространстве бескорковых животных	66
Внутреннее торможение у декортицированных животных . .	82
Угасательное торможение	83
Генерализация раздражителей и дифференцировочное тор- можение	89
Морфологические исследования мозга декортицированных жи- вотных	110
К вопросу о рассеянных элементах анализаторов коры по- лушарий	129
Временные связи в эволюционном аспекте	144
Временные связи в деятельности низших уровней цент- ральной нервной системы	145
Сравнительнофизиологические данные о временных связях .	149
Условные рефлексы в онтогенезе	156
Условные рефлексы после удаления коры полушарий в раннем возрасте	163
Кора полушарий, подкорковые образования и внутренние ор- ганы	167
Влияние раздражений коры полушарий на деятельность внутренних органов	167

Влияние удалений коры полушарий на вегетативные процессы	170
Условные рефлексы внутренних органов после частичных удалений коры полушарий	181
Условные рефлексы на внутренние органы у животных, лишенных коры больших полушарий (неокортекса) . . .	184
О морфофизиологических основах интероцептивных условных рефлексов	197
Роль подкорковых образований в общей структуре условного рефлекса	210
Пути замыкания условных рефлексов	211
Ретикулярная формация	237
Древняя и старая кора полушарий	256
Заключение	262
Литература	275

9,75

Типография

ПАМЯТИ ОТЦА

Юрия Константиновича Беленкова

посвящает эту книгу

Автор

ПРЕДИ

Монография
и малоизученные
ятельности, содер
ются многими фи

На основании
териала по изуче
сти кошек, лишени
дований других уч
что в подкорке мо
рефлекторных свя
взгляда, что в кор
сеянные клетки ана
гаемая функция ко
образованиями. Авт
жение не является
тельно в коре полу
ятельности подкорки
Автор особо рас
кору полушарий, по
тая, что подкорков
рефлекторной деяте
шую роль, чем это

ПРЕДИСЛОВИЕ ОТ ИЗДАТЕЛЬСТВА

Монография Н. Ю. Беленкова, освещающая спорные и малоизученные вопросы учения о высшей нервной деятельности, содержит положения, которые не разделяются многими физиологами.

На основании собственного экспериментального материала по изучению условнорефлекторной деятельности кошек, лишенных коры полушарий, а также исследований других ученых, автор защищает гипотезу о том, что в подкорке может происходить замыкание условнорефлекторных связей. Автор также придерживается взгляда, что в коре полушарий мозга отсутствуют рассеянные клетки анализаторов, гипотетически предполагаемая функция которых осуществляется подкорковыми образованиями. Автор считает, что внутреннее торможение не является процессом, протекающим исключительно в коре полушарий, а может проявляться и в деятельности подкорки.

Автор особо рассматривает вопрос о соотношении коры полушарий, подкорки и внутренних органов, считая, что подкорковые образования играют в условнорефлекторной деятельности внутренних органов большую роль, чем это обычно считается.

Решение выдвигаемых автором спорных теоретических вопросов требует дальнейшего накопления экспериментальных данных, всесторонних исследований на высших животных различных видов. Обсуждение вопросов, поднятых в монографии, будет способствовать дальнейшей разработке физиологии высшей нервной деятельности.

Сто лет назад
работе «Рефлексы»
ние, что основой
га является реф
физиологии нер
пришел к заклю
бессознательной
рефлексы»¹. Ра
функции головн
существование «
рефлексов», подх
гадке особенност
тур. Эта работа
рии развития на
Идеи, высказанн
рого возникло со
ловных рефлекса
Исследование
ности, основой
представляет соб
ной биологии и
проблемы, зало
интенсивно разви
так и за границ
успехи в этом
исследователь

¹ И. М. Сеченов
1952

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сто лет назад И. М. Сеченов (1863) в гениальной работе «Рефлексы головного мозга» высказал положение, что основой деятельности головного и спинного мозга является рефлекс. Опираясь на факты, известные в физиологии нервной системы, великий русский ученый пришел к заключению, что «все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения суть рефлексы»¹. Рассматривая особенности рефлекторной функции головного мозга И. М. Сеченов указывал на существование «ассоциаций ощущений», «ассоциаций рефлексов», подходя тем самым непосредственно к разгадке особенностей функции высших мозговых структур. Эта работа имела исключительное значение в истории развития науки о высшей нервной деятельности. Идеи, высказанные в ней, явились тем началом, из которого возникло созданное И. П. Павловым учение об условных рефлексах.

Исследование механизмов высшей нервной деятельности, основой которой является условный рефлекс, представляет собой одну из важнейших задач современной биологии и медицины. Главные пути изучения этой проблемы, заложенные И. П. Павловым, продолжают интенсивно развиваться в настоящее время как в СССР, так и за границей. И надо признать, что достигаемые успехи в этом наиболее значительны именно там, где исследователь в своей работе опирается на созданные

¹ И. М. Сеченов. Рефлексы головного мозга. Медгиз. М., 1952, стр. 205.

И. П. Павловым объективные понятия о высших мозговых процессах. В этом убеждает нас знакомство с литературой, показывающее, с каким эффектом принципы павловского учения проникают не только в физиологию поведения животных и человека, медицину, но и во многие смежные науки, такие, как философия, педагогика и др.

Сознавая жизненно важную роль сложных безусловных рефлексов, проявляющихся в результате деятельности субкортикальных структур (базальных ганглий), И. П. Павлов придавал этим образованиям исключительно важное значение. Поскольку ни один условный рефлекс не может возникнуть без наличия соответствующего безусловного рефлекса, И. П. Павлов не без основания считал эту подкорковую функцию «фундаментом всей высшей нервной деятельности».

Вопрос о возможности замыкания условнорефлекторных дуг не только на уровне коры полушарий, но и на уровне подкорковых образований возникал уже в начале изучения условных рефлексов, однако до последнего времени, за редким исключением, он решался отрицательно. Тем не менее отсутствие убедительных доказательств приуроченности условных связей только к коре полушарий, а также наличие сравнительноморфологических и физиологических предпосылок для поисков замыкания условных рефлексов на уровне базальных ганглиев не позволяли окончательно утвердиться такому взгляду. Необходимо напомнить, что и И. П. Павлов не исключал полностью возможность образования условных рефлексов на уровне подкорки. Он писал: «не исключается возможность, что когда-нибудь, при каких-нибудь особенных условиях, условные рефлексы образуются и вне больших полушарий, в других частях мозга. В этом отношении категоричным быть нельзя, потому что все наши классификации, все наши законы всегда более или менее условны и имеют значение только для данного времени, в условиях данной методики, в пределах наличного материала»¹.

При изучении механизма условного рефлекса все больше выявляется сложность его строения. Оказывается,

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М. — Л., 1938, стр. 209.

что даже самые
геобразную орга
рефлексе имеет
ется наряду с
в настоящее вре
пространстве ми
рают значительн
врожденных, но
Становится очеви
сложных взаимоо
объяснены много
в различных усло
Кора больших
ловека, безусловн
шей нервной деяте
ствования условно
должно внести зн
об архитектуре ус
признать, что вопр
рефлексы только в
головного мозга, н
так и практическое
Исследуя в
И. П. Павлова Инс
в Ленинграде 15 ле
лексы у кошек, ли
мы наблюдали возм
ленных условных р
для проведения спе
ных функций подкор
дили сначала в зна
затем, совместно с к
ре физиологии Меди
рова в Горьком.
Начав с исследо
тельных и пищевых
ры полушарий, мы
явлений в внутренне
животных в простран
деятельности внутре
ных элементов в кор
шем мы стали испо
рофизиологический

что даже самый простой условный рефлекс имеет многообразную организацию. Вместе с тем и безусловный рефлекс имеет сложную структуру, в которую включается наряду с подкоркой и кора полушарий. Наконец, в настоящее время все больше и больше получает распространение мнение, что подкорковые образования играют значительную роль в осуществлении не только врожденных, но и приобретенных реакций организма. Становится очевидным, что только благодаря наличию сложных взаимоотношений коры и подкорки могут быть объяснены многочисленные формы поведения организма в различных условиях его существования.

Кора больших полушарий у высших животных и человека, безусловно, является главным субстратом высшей нервной деятельности, однако установление существования условного замыкания на подкорковом уровне должно внести значительные изменения в представления об архитектуре условного рефлекса. Поэтому следует признать, что вопрос о том, замыкаются ли условные рефлекс только в коре или и в других образованиях головного мозга, имеет существенное как теоретическое, так и практическое значение.

Исследуя в физиологическом отделе имени И. П. Павлова Института экспериментальной медицины в Ленинграде 15 лет назад сложные безусловные рефлекс у кошек, лишенных коры больших полушарий, мы наблюдали возможность образования у них определенных условных реакций. Это и послужило поводом для проведения специальных исследований замыкательных функций подкорковых образований, которые проходили сначала в знаменитой павловской лаборатории, а затем, совместно с коллективом сотрудников, на кафедре физиологии Медицинского института имени С. М. Кирова в Горьком.

Начав с исследования простых условных оборонительных и пищевых рефлексов, у кошек, лишенных коры полушарий, мы перешли затем к изучению у них явлений внутреннего торможения, ориентации таких животных в пространстве; условнорефлекторной регуляции деятельности внутренних органов; проблемы рассеянных элементов в коре больших полушарий. В дальнейшем мы стали использовать стереотаксический, электрофизиологический и другие новые методы исследова-

ния, которые в решении поставленных задач оказались весьма эффективными.

В этой книге читатель найдет ряд фактов и заключений, несогласующихся с укрепившимися представлениями в науке о высшей нервной деятельности. Однако мы надеемся, что читатель согласится с тем, что развитие павловского учения состоит не в варьировании по существу одних и тех же экспериментов, а в поисках нового.

Этот труд является итогом и обобщением многолетней работы автора, его сотрудников и товарищей по работе. Пользуюсь случаем выразить мою сердечную благодарность В. Ю. Добролюбову, Е. К. Ефимовой, Т. Е. Калининой, Е. С. Павлович, Г. Поторейко, В. Н. Сидорову, Г. Н. Сметанкину, В. А. Сосенкову, Р. Старцевой, А. Б. Страхову, М. Ю. Ульянову, М. Т. Ходебко и В. Д. Чиркову.

С чувством глубокого уважения и благодарности я должен назвать имя Петра Степановича Купалова, всегда последовательно и творчески подходившего к разработке и развитию великого павловского наследия, в лаборатории которого были начаты наши исследования.

Проф. Н. Беленков.

Кафедра физиологии Медицинского института
Горький, октябрь 1963 г.

ПРОСТЫЕ
БЕЗУСЛОВНЫЕ
У ДЕКОРТИЦИИ

Изучая сложную задачу исследователь часто встречается с проблемами: что из наблюдаемых изменений коры полушарий, что — в коре больших полушарий? Одним из методов решения этого вопроса является изучение животных после экстирпации всей коры больших полушарий.

Несмотря на наличие определенных сторон, все же К. М. Быков, «ни один мозг, не мог и не смог» неадекватного, нефизиологического и давшего много повреждений мозговых структурных проявлений имеют локализации функций в мозге, но они, однако, не замечены экспериментов с экстирпацией. Глубокое изучение мозга сочетанное использование

Эксперименты с экстирпацией могут производиться на животных мира, но особенно в кошках и обезьянах, которых значительно развита кора больших полушарий кроликами, крысами, мышами.

К. М. Быков. Избранные труды. Стр. 375.

ПРОСТЫЕ И СЛОЖНЫЕ БЕЗУСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ДЕКОРТИЦИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

Изучая сложную нервную деятельность животных, исследователь часто встречается с весьма трудной задачей: что из наблюдаемых явлений отнести к функции коры полушарий, что—к функции подкоркового аппарата. Одним из методов решения этого морфофизиологического вопроса является изучение нервной деятельности животных после экстирпаций отдельных областей или всей коры больших полушарий.

Несмотря на наличие в этом методе ряда отрицательных сторон, все же, как справедливо писал К. М. Быков, «ни один физиолог, изучавший головной мозг, не мог и не сможет обойтись без этого грубого, неадекватного, нефизиологического и все же необходимого и давшего много ценного метода»¹. Методы раздражения мозговых структур, регистрация их электрических проявлений имеют важное значение в изучении локализации функций в центральной нервной системе, но они, однако, не заменяют и не снижают значения экспериментов с экстирпациями мозгового вещества. Глубокое изучение мозговых функций предусматривает сочетанное использование всех этих методов.

Эксперименты с экстирпациями мозгового вещества могут производиться на различных представителях животного мира, но особенно часто они делаются на собаках, кошках и обезьянах, кора больших полушарий которых значительно развита по сравнению, например, с кроликами, крысами, мышами.

¹ К. М. Быков. Избранные произведения, М., 1954, т. II, стр. 355.

По уровню развития центральной нервной системы кошка, по-видимому, стоит на уровне несколько более низком, чем собака. Однако опыты на декортицированных кошках имеют ряд существенных преимуществ перед такими же опытами на собаках. Оценивая исследования с экстирпацией коры у собак, И. П. Павлов писал: «У нас были многие десятки оперированных собак, и я могу категорически сказать, что не было такой, у которой не наблюдались бы судороги и у которой бы эти судороги не повторялись, если только она остается жить после первого приступа»¹. В противоположность собакам судорожные состояния у кошек, лишенных коры больших полушарий, отсутствуют, а если и проявляются, то крайне редко. Хотя в последнее время ряд исследователей (Э. А. Асратян и др.) и добились того, что судорожные состояния у декортицированных собак встречаются значительно реже, все же следует признать, что мозговую травму (удаление коры) собаки переносят более тяжело, чем кошки.

Другое важное преимущество использования кошек в экспериментах с экстирпацией коры состоит в значительно меньших вторичных изменениях происходящих в подкорковых образованиях по сравнению с таковыми у собак. Гистологические исследования мозга декортицированных собак (А. С. Чернышев, 1940; Н. Ф. Попов, 1953, и др.) показывают, что правильнее таких животных называть не стриарными или таламическими, а гипоталамическими или даже бульбарными. Этим и объясняется тот факт, что у таких животных часто наблюдаются лишь самые элементарные нервные процессы, обусловленные деятельностью низших отделов мозга. Исследования мозга декортицированных кошек показали, что в подкорковых образованиях, как правило, можно обнаружить значительное количество архитектурно сохранившихся афферентных структур, которые имеют многочисленные связи с субкортикальными эфферентными приборами.

Производя декортикацию, мы стремились максимально удалить кору полушарий при минимальном поврежде-

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М. — Л., 1938, стр. 233.

нии подкорковых нервных структур. Нужно отметить, что под понятием «кора больших полушарий» мы подразумеваем филогенетически наиболее молодую область мозгового плаща, обозначаемую неопаллиумом или неокортексом. И. П. Павлов имел в виду, как известно, именно эту часть головного мозга, когда говорил о коре больших полушарий как о материальном субстрате условных рефлексов у высших животных.

По цитоархитектоническим данным И. Н. Филимонова (1951), филогенетически древняя кора (палеокортекс, архикортекс) представляет собой промежуточное образование между неокортексом и подкоркой, с одной стороны, обладающее признаками подкорки, с другой — новой коры. К подкорковым нервным образованиям относятся базальные ганглии, в которые включаются полосатые тела (хвостатое тело и бледный шар), зрительный бугор, коленчатые тела и подушка. Эти образования, по данным И. П. Павлова, имеют большое значение в осуществлении сложных безусловных рефлексов. Однако в последнее время в понятие подкорки включают и более низко расположенные образования головного мозга, включая ствол мозга.

Рефлекторные реакции декортицированных животных на дистантные и контактные раздражители

Животные, лишённые коры больших полушарий, благодаря сохранившимся субкортикальным образованиям отвечают довольно сложными реакциями при воздействии адекватных и неадекватных раздражителей. При этом они обладают определенной способностью анализа этих раздражителей.

Функция слуха. Удаление коры больших полушарий у собак или кошек не ведет к полной глухоте.

Гольц (Goltz, 1892) наблюдал, как при сильном шуме лишённая коры собака просыпалась. В опытах Г. П. Зеленого (1911—1912) при раздражении звуками (свист, хлопанье в ладоши) собака реагировала движением головы, встряхиванием ушей, но не изменяла своего поведения. При очень сильных звуках (например, оглушительном лае собак) она выла, задирая голову назад. Следует отметить, что эти собаки были не толь-

ко бескорковые — нож экспериментатора задевал и лежащие ниже нервные образования, что было обнаружено при гистологических исследованиях мозга [Холмс (G. Holmes, 1901), Д. Третьяков, 1925]. Поэтому можно полагать, что у собак с меньшими нарушениями структур подкорковых образований реакция на звуки может быть более выраженной.

В исследованиях Б. И. Баяндурова (1949) интересно отметить, что у оперированных щенков, которых автор характеризует больше как «таламических», чем «стриарных», слух полностью отсутствовал. По данным Форбса и Шеррингтона (A. Forbes, C. Sherrington, 1914), примитивная реакция на звук может наблюдаться в острых опытах даже у децеребрированных животных, т. е. у таких, у которых была осуществлена перерезка на уровне среднего мозга. Базет и Пенфильд (C. Bazett a. W. Penfield, 1922) наблюдали аналогичные реакции у хронически децеребрированных кошек. Повороты головы в сторону источника звука у таких животных отсутствовали.

Г. П. Зеленый с сотрудниками (1929—1930) у своих последующих бескорковых собак со значительно меньшими повреждениями подкорки, чем в первых опытах (1911—1912), отмечал живую реакцию даже на слабые звуковые раздражения. Реакция выражалась в повороте головы в сторону источника звука и «наострении ушей». Собака, находящаяся под наблюдением Ротмана (M. Rothman, 1908, 1923) также живо реагировала на звуковые раздражения; даже на легкий шорох она «встряхивала ушами» и часто поворачивала голову в сторону источника звука. Куллер и Метлер (E. Culler a. F. Mettler, 1934a) указывали, что их собака после полной экстирпации коры полушарий на 8-й день еще не реагировала на звук пистолетного выстрела, однако постепенно животное начало отвечать двигательной реакцией даже на сравнительно слабые звуковые раздражения.

У кошек, лишенных коры больших полушарий, реакции на звуковые раздражения наблюдал Дюссер де Баренн (Y. Dusser de Barenne, 1919), который отмечал у таких животных поворот головы и движение в направлении источника звука. Подобные наблюдения были сделаны Шальтенбрандом и Коббом (G. Schalten-

Бранд а. С. Собаки
и Лепрке. 1937
М. И. Рафкин
течение 3 1/2 мес
обнаружил, что
коркового веще
даже слабые раз
довольно точное
ка звука в гор
ной — только ви
1937) у 3 декор
ность к локализа
зались поврежден
торы этого не на
своих эксперимен
шел к заключени
ного слух дости
Наши экспери
кошек, лишенных
торов. У всех дек
вершенно отчетли
ния. В первый пер
лушария животны
ционном состояни
звуки. Однако чер
ли уже появляться
ко на сильные зву
лее слабые. Будь
щелчок пальцами,
реагировали на эти
вы или движением
Характерной ос
ных коры, на звук
животные часто пр
ющегося на уровне
стоянии от него, к
точнику этого раз
риментатор на ра
полу кошки начин
стые движения по
кошка сразу подх
риментатора, т. е.
риментатор сам

brand a. S. Cobb, 1931), Гирндтом и Лемпке (O. Girndt a. H. Lempke, 1937).

М. И. Рафики (1936), на основании наблюдений в течение $3\frac{1}{2}$ месяцев над кошкой, лишенной коры мозга, обнаружил, что через $1-1\frac{1}{2}$ месяца после экстирпации коркового вещества животное отвечает на различные, даже слабые раздражения. У этой кошки наблюдалось довольно точное определение местонахождения источника звука в горизонтальной плоскости, а в вертикальной — только вниз. Бард и Риох (Ph. Bard a. D. Rioch, 1937) у 3 декортицированных кошек отмечали способность к локализации звуков, у четвертой, у которой оказались поврежденными внутренние коленчатые тела, авторы этого не наблюдали. М. А. Папкратов (1938) в своих экспериментах на декортицированной кошке пришел к заключению, что с восстановлением сил у животного слух достигает высокой степени остроты.

Наши эксперименты по изучению функций слуха у кошек, лишенных коры, подтверждают факты этих авторов. У всех декортицированных кошек отмечалась совершенно отчетливая реакция на звуковые раздражения. В первый период после удаления коры второго полушария животные, находясь в тяжелом послеоперационном состоянии, не реагировали даже на сильные звуки. Однако через 3—5 дней после операции начинали уже появляться двигательные реакции, сначала только на сильные звуковые раздражения, а затем и на более слабые. Будь то звук открывающейся двери, слабый щелчок пальцами, шелест листов бумаги — животные реагировали на эти раздражения движением ушей, головы или движением всего тела.

Характерной особенностью реакции кошек, лишенных коры, на звуковые раздражения являлось то, что животные часто при действии какого-либо звука, издающегося на уровне тела животного и на некотором расстоянии от него, начинали ходить, приближаясь к источнику этого раздражения. Так, например, если экспериментатор на расстоянии $1-2$ м от находящейся на полу кошки начинал производить своими ботинками частые движения по полу, вызывая характерный звук, то кошка сразу подходила непосредственно к ногам экспериментатора, т. е. к источнику звука. Если теперь экспериментатор сам начинал медленно передвигаться по

комнате, все время создавая подобный звук ногами, то кошка следовала за ним «притягиваясь» к источнику звука, как к магниту. Подход к источнику звука декортицированных кошек отмечался и при других звуковых раздражениях, например, при звуке перемещающегося по комнате колокольчика. Подобную картину реакций бескорковых кошек на звуки описали также Гирндт и Лемпке (1937).

Таким образом, на основании произведенных наблюдений можно признать факт наличия у бескорковых кошек не только слуха, но и некоторую сохранность к определению места нахождения источника звука. Однако эта локализация проявляется у декортицированных кошек лишь в том случае, если звуковой источник находится на расстоянии от кошки не более чем в 5—6 м.

Функция зрения. В какой степени сохраняется зрение у собак после удаления коры больших полушарий в деталях еще не выяснено. У собак, которых наблюдали Г. П. Зеленый (1911—1912) и Ротман (1908) отмечались лишь простейшие зрительные рефлексы — зрачковый и мигательный. Однако у этих собак была значительно повреждена подкорка, в том числе наружные коленчатые тела. По-видимому, у собак с меньшими повреждениями подкорковых нервных образований эти реакции на свет могут быть большими. Об этом говорят данные Куллера и Метлера (1934а), Н. Ф. Попова (1953). Н. Ф. Попов описывает, что если в затемненной комнате, где находилась бескорковая собака, бесшумно зажигалась электрическая лампочка, то на каждое вспыхивание света собака поворачивала голову в сторону источника света. При учащении вспыхиваний лампы или увеличении силы света до 250 в собака поднималась на ноги, начинала двигаться, т. е. приходила в возбужденное состояние.

По поводу зрения декортицированных кошек нет единого мнения. М. И. Рафики (1936) у подопытной кошки наблюдал лишь зрачковый и мигательный рефлексы. По данным М. А. Панкратова (1938), зрение у кошек нарушается в такой степени, что животные не видят окружающих предметов и неизбежно наталкиваются на стены и другие препятствия. Шальтенбранд и Кобб (1931) описали случай, когда декортицированная кошка подходила к экспериментатору, одетому в белый

халат, находясь на расстоянии 5 м от животного. Лемпке (1937) с помощью оптического метода у 3 кошек, у которых была удалена кортекса, установила, что декортицированные кошки способны ориентироваться по источнику света, освещенным также и другими животными. С помощью предварительных исследований изучение зрения у кошек после удаления коры больших полушарий проводилось с помощью полного исключения звуков из звуковой камеры. Эксперимент проводился, находясь вне звуковой камеры за перегородкой, через перископ, включение и выключение световых лампочек, расположенных в звуковой камере. Во время экспериментальной постановки животное находилось на площадке размером 1 м × 1 м, с которой оно могло упасть с площадки. Решетка устанавливалась на высоте 1 м от пола. В углу ее и в перископе располагались лампочки. В заднем углу ящика с заключенной кошкой в 25 см от нее в 5 см от нее в пучок света, падавшего на нее, включалась лампочка.

халат, находившемся в 2—5 м от животного. Гирндт и Лемпке (1937) исследовали оптикомоторную реакцию у 3 кошек, лишенных неокортекса. Авторы нашли, что декортицированные кошки способны привлекаться источником света или освещенным предметом, а также и то, что такие животные способны уклоняться от препятствий без предварительного к ним прикосновения.

Изучение функции зрения у кошек, лишенных коры больших полушарий, мы проводили в условиях полного исключения каких-либо звуков во время опыта в звуконепроницаемой камере. Экспериментатор, находясь вне камеры, следя за поведением кошки через перископ, производил включение и выключение световых точек — электролампочек, расположенных в камере.

Во время опыта экспериментальное животное находилось на деревянной площадке размером $2 \times 1,5$ м; чтобы животное не могло упасть с площадки на пол, делали ограду из проволочной решетки. В трех углах этой площадки были установлены источники света. В переднем левом углу ее и в переднем правом углу на высоте 20—25 см располагались одноваттные электрические лампочки. В заднем правом углу площадки стоял деревянный ящик с заключенной в него электрической лампой в 25 вт. В этом ящике имелось отверстие диаметром 5 см, через него при включении лампы проходил пучок света, дававший светлую полосу на пло-



Рис. 1. Мозг кота № 4 после удаления коры больших полушарий.

а — справа; б — слева; в — сверху.

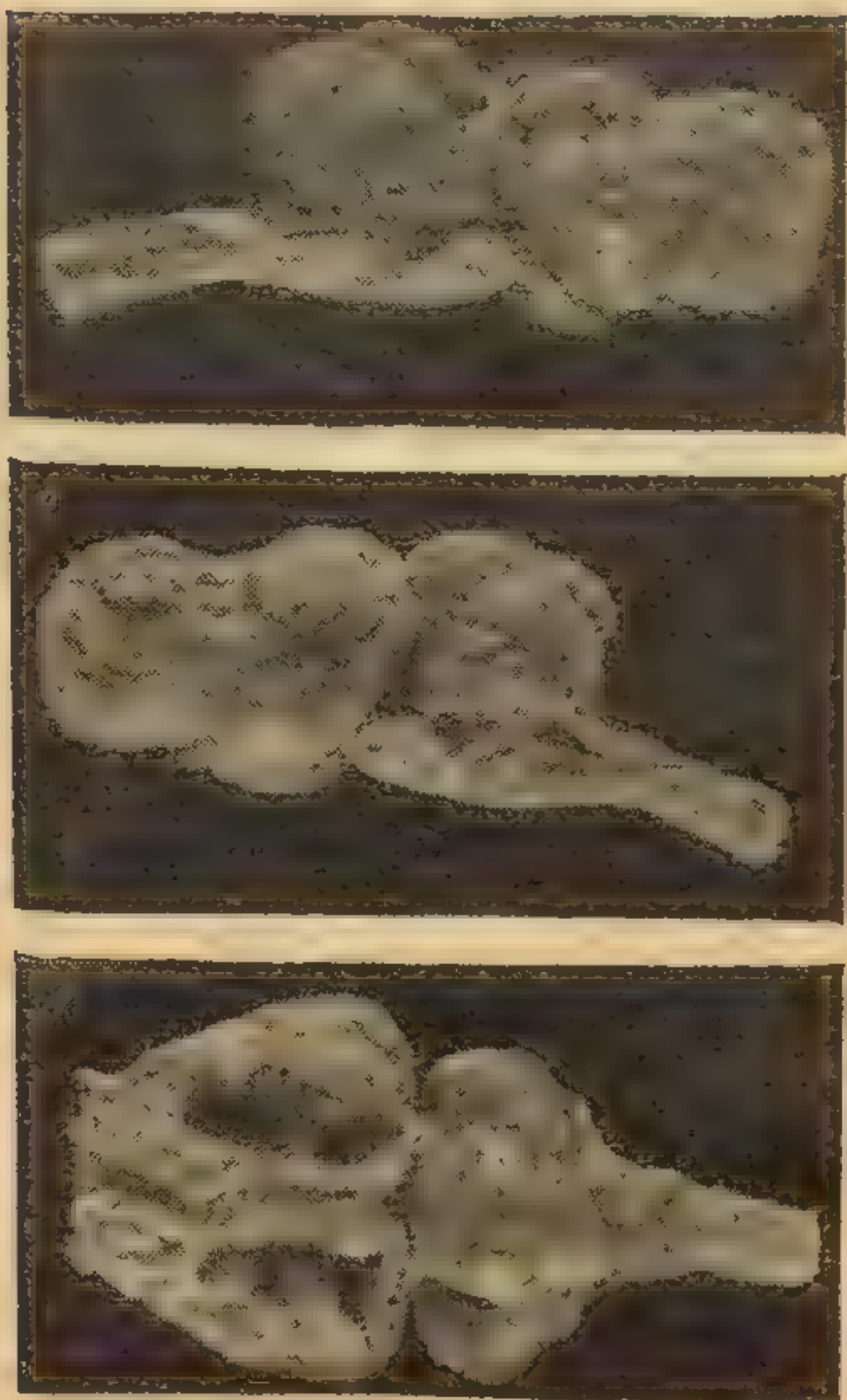


Рис. 2. Мозг кота № 9 после удаления коры больших полушарий.
а—справа; б—слева; в—сверху.

Кот № 4 10/V 1948 г. Декортицирован двухмоментно с интервалом в 3 месяца. Опыт через 9 месяцев после декортикации. Мозг оперированного животного показан на рис. 1.

14.18. Включается левая лампочка. Кошка начинает ходить и через 10 секунд оказывается вблизи источника света. Из освещенной области не уходит.

14.20. Зажигается правая передняя лампочка. Через 8—10 секунд кошка оказывается у включенной лампы, стоит здесь 3—4 секунды, затем продолжает ходить по площадке и уходит из освещенного поля.

14.26. Включена задняя правая лампа. Кошка подходит к ящику с лампой.

14.40. Включена задняя правая лампа. Кошка идет из переднего левого угла площадки по направлению к источнику света, нюхает ящик и пытается залезть на него.

14.45. Включена передняя правая лампа. Кошка начинает ходить и через 5 секунд оказывается у лампы, делает круг около нее и отходит.

Кот № 9. 25/V 1948 г. Животное было декортицировано двухмоментно с интервалом в 2 месяца. Опыт через 5 месяцев после операции. Препарат мозга показан на рис. 2.

щадке. Для того чтобы исключить возможные тепловые влияния, исходящие от источников света, одноваттные лампочки были заключены в стеклянные колбы, а перед отверстием в ящике с лампой в 25 вт помещалась пластина из толстого стекла. Другие источники света в камере отсутствовали. Животные помещались на площадку перед опытом за 10—15 минут и находились в полной темноте. Световые раздражители во время опыта включались на промежуток времени от 30 до 60 секунд. Поведение животных в этих условиях видно из приводимых ниже протоколов.

14.12. Включается левая лампочка. Кошка начинает ходить в освещенной области. 14.14. Включается правая лампочка. Кошка подходит к источнику света. 14.20. Включается задняя правая лампа. Кошка подходит к ящику с лампой. 14.26. Включается задняя правая лампа. Кошка подходит к ящику с лампой.

Эти протоколы кошки реагируют на включение электрических раздражителей. Наблюдается реакция на подход животного к источнику света, или, наконец, реакция на включенную лампу. Это бескорковое, но слабое световое раздражение привлекает место и.

Наши наблюдения, что поведение животного определяется его возбудимостью. Кошка непрерывно движется. Кошки сыты, их раздражают на двигательную реакцию. Термина не только нормальных, од.

Гирндт и Ле. Выводу, что кошки передвигаются зрительно. На них, следящие по полу белой краской. Либо фактов, по ванных кошек вались при хождении.

14.10. Включена правая задняя лампа. До включения кошка сидела в левой части площадки, после включения лампы подошла к последней. Нюхает ее. В продолжение действия света находится в освещенной части площадки.

14.14. Включена левая лампа. Кошка идет из правой половины площадки в левую, подходит к источнику света.

14.20. Включена задняя правая лампа. Сидит в левой половине, через 10 секунд после включения идет в правую половину. Попав в полосу освещения, идет по краю этой полосы к источнику света, нюхает ящик, затем садится около него.

Эти протоколы опытов показывают, что подопытные кошки реагировали на световые раздражения: при включении электрических лампочек в темном помещении у них наблюдалась более или менее отчетливая двигательная реакция. Последняя проявлялась или в виде подхода животного к источнику света, или в приостановке на некоторое время хождения животного, или, наконец, в виде простой ориентировочной реакции, состоявшей в повороте головы в направлении включенной лампы. Из опытов можно сделать вывод, что бескорковые кошки воспринимают даже относительно слабые световые раздражения, и, более того, локализуют место излучения света.

Наши наблюдения за бескорковыми кошками показали, что поведение их и реакции на различные раздражители определяются в значительной степени их пищевой возбудимостью. Когда кошки голодны, они почти непрерывно движутся и очень живо реагируют на различные звуковые и световые раздражения, когда же кошки сыты, их моторика значительно снижена и реакции на раздражения выражены слабо. Повышенная двигательная реактивность в голодном состоянии характерна не только для бескорковых животных, но и для нормальных, однако у первых она выявляется более резко.

Гиридт и Лемпке (1937) в своей работе приходят к выводу, что кошки, лишенные неокортекса, обладают предметным зрением. В опытах этих авторов кошки обходили стоящие на пути предметы и не наталкивались на них, следили движением головы за перемещением по полу белой мыши и т. д. Мы не наблюдали каких-либо фактов, подтверждающих наличие у декортицированных кошек предметного зрения; животные наталкивались при хождении на стоящие на их пути предметы,

Мы наблюдали, что кошки, лишённые коры больших полушарий (неокортекса), после операции постепенно в течение нескольких месяцев все меньше и меньше наталкивались на окружающие их предметы. Однако этот факт не даёт ещё оснований считать, что у них происходит восстановление зрительных функций. По-видимому, у животных включаются различные анализаторы (обоняние, кожная и мышечная чувствительность), которые частично компенсируют отсутствие предметного зрения. В пользу такого объяснения можно привести следующий факт: после дополнительного удаления у декортицированных кошек обонятельных луковиц количество их столкновений с предметами окружающей среды резко увеличивалось. После обрезания у кошек усов (вибрисс) они больше и легче наталкивались на окружающие предметы.

Избегание наталкиваний на препятствия у животных с отсутствующим предметным зрением, по мнению И. С. Беритова (1961), может быть объяснено развитием приспособительных механизмов, основанных на функциях лабиринтного аппарата. Очевидно, после нескольких наталкиваний на препятствие у животного образуется условный лабиринтный рефлекс, ведущий к избеганию этого препятствия.

И. С. Беритов (1961) указывает, что в ориентации в пространстве при отсутствии зрения определённую роль может играть слуховой рецептор. Он обуславливает восприятие сплошных предметов на расстоянии вследствие отражения от них воздушных волн.

Таким образом, на основании приведенных материалов можно сделать вывод, что у животных с удалением неокортекса зрительный анализ полностью не нарушается. Такие животные не являются абсолютно слепыми, они воспринимают свет и темноту. Однако считать, что у них сохранился более высокий анализ и предметное зрение, достаточных оснований не имеется.

Кожная чувствительность. Тен Кате (J. Ten Cate, 1934) отмечал у бескорковых кошек или нормальную, или повышенную тактильную и болевую чувствительность. Г. П. Зеленый (1930) также предполагает наличие гиперестезии кожи у таких животных. Но в противоположность этому М. А. Панкратов у декортицированных животных видел снижение кожной

чувствительности. Наши данные подтверждают точку зрения последнего автора.

В первые дни после удаления у кошек коры больших полушарий кожная чувствительность (тактильная и болевая) находится на значительно сниженном уровне. На 1—3-й день после удаления у кошек коры второго полушария даже сильные раздражения кожи не вызывают никакого эффекта, лишь прикосновение к внутренней поверхности уха животного вызывает отряхивательные движения и прикосновение к коже в области глаза — мигательный рефлекс. В течение последующего времени кожная чувствительность бескоркового животного повышается. Приблизительно через 30—40 дней после операции она более или менее стабилизируется. Но все же при сравнении с нормальными кошками оказывается, что у декортицированных животных тактильная и болевая чувствительность несколько понижена.

Значительные нарушения у декортицированных кошек наблюдались в способности локализовать кожные раздражения. М. А. Панкратов считает, что локализация боли совсем отсутствует у бескорковых кошек. Делая этот вывод, автор исходил из того факта, что при болевом раздражении хвоста животного (сильное сдавливание пальцами) оно никогда не проявляло адекватной реакции, направленной на избавление от действия этого раздражения. То же самое мы наблюдали и у наших бескорковых кошек. При сдавливании хвоста животные шипели и рычали, оскаливая зубы, но никогда не хватали раздражающий их объект. Отдергивание конечностей или головы при нанесении на их кожную поверхность болевых раздражений (уколы булавкой, раздражения электрическим током) также указывают на наличие лишь грубой локализации болевых раздражений у декортицированных кошек. Интересно отметить, что при нанесении болевых раздражений, например, на конечность, в первый момент обнаруживается обобщенная реакция: шипение, движение всем телом, и только затем отдергивание раздражаемой лапы. Это указывает на преобладание у бескорковых животных иррадиации нервного возбуждения над процессами его концентрации.

Локализация тактильных раздражений у декортицированных кошек также сильно нарушена. Прикоснове-

ние к поверхности тела животных часто вызывает лизательный рефлекс. Это лизание всегда происходит на той стороне тела, на которую наносится раздражение, но точное определение места этого раздражения у животных отсутствует: чаще всего они лижут свое тело на сравнительно далеком расстоянии от пункта раздражения. Отсутствие точной локализации тактильных раздражений у декортицированных кошек в случаях стимуляции лизательного рефлекса отмечают также Бард и Риох (1937).

Как известно, нормальные кошки, не приученные к воде, бурно реагируют при действии на них воды. У декортицированных кошек такой реакции мы не наблюдали. Когда кошек помещали в таз с теплой водой или поливали их водой они переносили это раздражение без признаков возбуждения.

Мышечная (проприоцептивная) чувствительность и локомоторные реакции. Внешним проявлением нарушения проприоцептивной чувствительности у кошек, лишенных коры больших полушарий,— ненормальные позы. Особенно ярко эти нарушения проявляются в первый послеоперационный период. Конечности животных и все тело в этот период принимают самые необычные положения (лапы широко расставляются, животное опирается об пол тыльной стороной стопы, в положении сидя голень и стопа располагаются впереди головы и т. д.). Эти резкие нарушения при длительной жизни бескорковых животных исчезают, однако далеко не полностью.

Одной из характерных особенностей подопытных кошек была склонность принимать неестественные, довольно причудливые позы и «застывать» в них на долгое время. М. А. Панкратов (1938) отметил наличие каталептоидных состояний у кошек, лишенных неокортекса, лишь в первый после операции период. Наши наблюдения показывают, что это свойство хотя и сглаживается, но не исчезает полностью у них и в течение всей последующей жизни.

В продолжении всего периода послеоперационной жизни животных у них иногда можно было отмечать перекрест передних конечностей, когда они стояли. Даже если экспериментатор сам производил перекрест лап у животных, то в таком положении они могли

И. С. Розенталем (1935), Э. А. Асратяном (1938), Бардом (1933) и другими авторами, в первый период после экстирпации коры претерпевала очень существенные изменения. Однако если в первые 4—8 дней после операции животные совсем не ходили, то по прошествии месяца локомоция в значительной степени восстанавливалась, хотя все же некоторые нарушения у них можно было отметить. Это выявлялось главным образом в замедленности движений, хождении с опущенной вниз головой, а иногда и более широком расставлении передних конечностей. Только в состоянии голода, перед актом дефекации или мочеиспускания, а также при действии пищевых условных сигналов животные ходили более или менее быстро. Широкое расставление конечностей, хотя и в меньшей степени, чем в первый послеоперационный период, наблюдалось у животных в течение всего последующего периода их жизни.

Декортицированные кошки не бегают и не прыгают. Тен Кате (1934), описывая одну из своих подопытных кошек, указывает, что она могла совершать прыжки со стула или стола. Однако у этого животного, как пишет автор, остались значительные области неудаленного неокортекса; так, с обеих сторон не были удалены прореа, орбитальная и передняя сигмовидная извилины. Слева полностью уцелела также коронарная извилина.

Обоняние и вкус. Если при удалении коры полушарий щадятся обонятельные луковицы, палео- и архикортекс, обоняние у животных сохраняется (Дюссер де Баренн, 1919, и др.). В тех же случаях, когда эти образования удаляются или повреждаются, обоняние снижается до полного исчезновения (Гольц, 1892; Г. П. Зеленый, 1911—1912, и др.).

У наших подопытных кошек, у которых обонятельные луковицы и филогенетически древние корковые образования не повреждались, обоняние сохранялось. Если в первый послеоперационный период обоняние у них и было снижено (животные не реагировали совсем или реагировали очень слабо на пищевые или другие запаховые раздражения), то в дальнейшем оно в значительной степени восстановилось. Особенно это обнаруживалось при действии пищевых раздражителей. При нахождении вблизи животных кусочка мяса они сразу делались весьма активными и ходили до тех пор, пока

не схватывали этот раздражитель. Однако локализовали место нахождения обонятельного раздражителя животные плохо, а потому подходили к пище не сразу.

Вкус у животных также не утрачивается в связи с их декортикацией. Гольц (1882), а затем Г. П. Зеленый (1911—1912) наблюдали, что бескорковые собаки не проглатывали кусочки пищи, смоченные раствором хинина, а выбрасывали наружу. То же самое отмечал М. А. Панкратов (1938) у кошки, лишенной коры полушарий.

Наши исследования остроты вкуса у четырех декортицированных и двух нормальных кошек, которые до опыта сутки голодали, приведены в табл. 1.

Таблица 1

Результаты дачи животным кусочков мяса, смоченных в растворах различной концентрации хинина¹

Концентрация раствора в %	Кошки, лишенные неокортекса				Нормальные кошки	
	№ 6	№ 4	№ 9	№ 10	№ 1	№ 2
1,0	—	—	—	—	—	—
0,5	—	—	—	—	—	—
0,25	—	—	—	—	—	—
0,12	+	+	—	+	—	—
0,06	+	+	+	+	+	—
0,03	+	+	+	+	+	—
0,015	+	+	+	+	+	+

¹ В таблице приводятся результаты одного опыта. Подобные опыты были повторены с одинаковым результатом. Знак — означает отказ животных от принятия кусочков мяса, знак + означает, что предложенный животному кусочек мяса был съеден.

Из табл. 1 видно, что от кусочков мяса, смоченных 1% водным раствором хинина, отказались и нормальные, и декортицированные кошки. То же самое повторилось при применении 0,5% и 0,25% раствора хинина. Кусочки мяса, смоченные 0,12% раствором хинина, съели три из четырех бескорковых кошек, одна же из них и обе нормальные кошки отказывались от мяса. При применении более слабых концентраций раствора хинина все бескорковые кошки, как правило, съедали мясо. Нормальные животные начали съедать кусочки мяса только

при значительно больших разведениях хинина; одна из кошек поглощала кусочки мяса, смоченные раствором хинина, начиная с концентрации 0,06%, другая — начиная с концентрации 0,015%.

Следовательно, удаление неокортекса у кошек влияет на их вкусовую чувствительность: если грубый анализ у бескорковых кошек сохраняется, то более тонкая дифференцировка вкусовых раздражителей у них значительно нарушается.

Таким образом, можно считать установленным, что у кошек после удаления коры больших полушарий (неокортекса) остается возможность анализировать звуковые, световые, тактильные, проприоцептивные, вкусовые и обонятельные раздражения. Однако анализаторная функция у бескорковых кошек отличается от такой у нормальных своей элементарностью и несовершенством. Важно подчеркнуть, что физиологические исследования органов чувств у декортицированных кошек показали, что центральные части различных анализаторов не в равной степени представлены в коре больших полушарий. Наиболее кортиколизирована у кошек зрительная функция, затем слуховая, кожная; наименее представлены в неокортексе обонятельная и вкусовая чувствительности, что находит отражение в морфологической структуре. Кожная чувствительность у декортицированных животных страдает, по-видимому, меньше, чем проприоцептивная.

Сложные безусловные рефлексы

Впервые к понятию об инстинктах со строго научно обоснованной точки зрения подошел И. П. Павлов. Он объяснял врожденные формы поведения животных исходя из общего принципа нервной деятельности — рефлекторного принципа. И. П. Павлов писал: «Эти специальные акты движения и секрети совершаются, с одной стороны, конечно, с полным синтезом внутренней деятельности организма, т. е. с соответствующей деятельностью внутренних органов для осуществления данной внешней двигательной деятельности; с другой — стереотипно возбуждаются определенными и немногочисленными внешними и внутренними раздражителями».

Эти акты были названы И. П. Павловым специальными сложнейшими безусловными рефлексам. Так как сложные безусловные рефлексы являются основой, из которой складывается все поведение животных, понятно, почему И. П. Павлов придавал такое большое физиологическое значение этим рефлексам. Исходя из того факта, что животные, лишенные коры больших полушарий, осуществляют ряд сложнейших безусловных рефлексов, И. П. Павлов считал одной из важнейших задач, стоящих перед современной физиологией, изучение этих рефлексов у декортицированных животных.

Пищевой двигательный рефлекс. На основании данных различных авторов (Г. П. Зеленый, 1911—1912; Тен Кате, 1934; Э. А. Асратян, 1938; М. А. Панкратов, 1938, и др.) установлено, что у животных, лишенных коры больших полушарий, пищевой рефлекс отчетливо выражен. Даже у бескорковой собаки, которую наблюдал Г. П. Зеленый (была удалена не только кора полушарий, но значительно повреждены и частично удалены подкорковые образования), этот рефлекс отчетливо проявлялся. Правда, выявлялся он в весьма общей форме: животное, будучи голодным, просыпалось, начинало двигаться и бродило до тех пор, пока его не кормили. Во время этих движений наблюдалось слюноотделение. Н. Ф. Попов (1953) отмечал, что его декортицированная собака (с большим нарушением подкорки) «научилась» принимать пищу из чашки, но для этого было необходимо длительно держать перед ней еду, погружая морду в чашку. На способность к самостоятельному питанию декортицированных кроликов указывает О. А. Крылов (1959).

У наших кошек, лишенных коры головного мозга, пищевой двигательный рефлекс выявлялся в резкой форме и особенно тогда, когда они были голодны (Н. Ю. Беленков, 1957—1961). При этом животные интенсивно и почти непрерывно ходили, производили нюхательные движения и мяукали. Несомненно, такая активность была обусловлена голодным состоянием кошек. Накормленные животные не проявляли такой пищевой активности.

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М., — Л., 1938, стр. 490.

Когда около кошек, лишенных неокортекса, находилась пища, они, ощущая запах, подходили к пище и съедали ее. Кошки, лишенные, помимо неокортекса, обонятельных луковиц, не обладая ни предметным зрением, ни обонянием, не находили расположенную около них пищу и брали ее только тогда, когда при своих движениях случайно наталкивались на кормушку или когда ее подставляли им непосредственно под морду.

Как проявление сложного пищевого безусловного рефлекса следует рассматривать и реакцию голодных декортицированных кошек на мышь. Когда они находились вблизи живой или только что убитой мыши, у них возникало очень интенсивное пищевое двигательное возбуждение. Они стремились схватить мышь и, если это удавалось, сжимали ее зубами с такой силой, что, поднимая мышь, можно было поднять в воздух и кошку.

Иногда, поднося к морде декортицированной кошки серую мышь, которая была настолько сильным возбуждающим раздражением, что животное начинало производить некоординированные движения конечностями, падало, поднималось и снова падало, полностью теряя способность к передвижению. Из такого состояния кошку можно было вывести, давая полакать из блюда молока; кошка поднималась на ноги и снова ходила по комнате. Следует полагать, что возникновение функционального пареза конечностей животного было обусловлено чрезмерным возбуждением субкортикальных двигательных образований, обширной иррадиацией в их пределах и отсутствием тормозящих на них влияний со стороны коры больших полушарий.

Повышенная пищевая возбудимость декортицированных кошек ярко проявлялась также и в чрезмерной прожорливости животных. Это не совсем совпадает с результатами исследований, проведенных на бескорковых собаках в лаборатории Э. А. Асратяна (1959). Согласно этим данным, пищевые секреторные рефлексы у таких животных снижаются. Чрезмерно резкое проявление пищевого двигательного рефлекса у наших бескорковых кошек еще раз демонстрирует существенную роль корковых тормозящих влияний на деятельность субкортикальных образований. При удалении коры от ее тормозящих влияний освобождаются и другие формы безусловнорефлекторной деятельности (ориентировоч-

ный, оборонительный и другие рефлекс), однако в наибольшей степени растормаживается пищевой рефлекс. Световые, звуковые и другие раздражения, которые у нормальных животных вызывают лишь ориентировочный рефлекс, у декортицированных кошек часто ведут к проявлению двигательной реакции, носящей явно выраженный пищевой характер.

Итак, ответные реакции бескорковых животных на различные агенты внешнего мира в значительной мере обусловлены наличием у них пищевой доминанты. Удаление коры превращает животное в чрезвычайно не приспособленное к жизни существо, однако у него остается еще примитивный нервный механизм, который может в какой-то степени поддерживать жизнь, и в первую очередь питание животного.

Ориентировочный рефлекс. Ориентировочный рефлекс — это первая реакция на действующий раздражитель, первый анализ действующего агента. И. П. Павлов, как известно, придавал большое биологическое значение этому рефлексу, считая его одним из важнейших для жизни сложных безусловных рефлексов.

Литературные данные показывают, что у собак и кошек ориентировочные рефлекс не исчезают, если удаление коры полушарий мозга было сделано без значительных повреждений подкорки. У таких животных наблюдаются ориентировочные рефлекс на различные раздражители: звук, свет, запах и т. д. (Г. П. Зеленый и И. С. Полтырев, 1930; Тен Кате, 1934; С. И. Лебединская и И. С. Розенталь, 1935; Э. А. Асратян, 1938; Г. П. Зеленый и Б. И. Кадыков, 1938, и др.).

У всех наблюдаемых нами бескорковых животных также отмечались ориентировочные рефлекс. Они были одними из первых сложных рефлекс, появляющихся после удаления коры. Ориентировочный рефлекс на звук и запах можно было видеть уже через 4—7 дней после операции, на свет — несколько позже. Так как кошки реагировали на различные раздражители не только ограниченными движениями своего тела, но и активной двигательной реакцией, во время которой животные подходили непосредственно к месту расположения этих раздражителей, то можно полагать, что после удаления коры ориентировочный рефлекс освобождается от ее

формы
разной ф
у кошек
показали на
рефлексов п
зи клетки, в
хлопки в ла
звуками) с н
таких раздра
однако через
жения вновь
отдельными р
шения ориент
Таким обр
приводит почт
ориентировочн
лекс в значит
значение в ж
Оборони
рефлекс у ж
коры больших
рефлекс у соб
этом она лаяла
ман (1908) от
почесывании бо
муха и т. д. Г.
кожном раздра
шерсть, поджим
нительные реак
волос наблюда
сер де Баренн
Бард (1934), М
Наши наблю
рефлексов у бе
у таких животн
терную форму.
сжатие конечнос
ком вызывали у
ние зубов, по
части тела, но
раздражающий
называть псевд
эффекта животн

гормональных влияний и поэтому проявляется в более выраженной форме.

У кошек, лишенных коры больших полушарий, как показали наши наблюдения, угашение ориентировочных рефлексов почти невозможно. Так, например, если вблизи клетки, в которой находилась кошка, производили хлопки в ладоши (или какие-либо другие раздражения звуками) с интервалами 20—30 секунд, то через 15—20 таких раздражений ориентировочный рефлекс исчезал, однако через 5—6 минут после угашения эти раздражения вновь вызывали его. Если же интервалы между отдельными раздражениями были более 3 минут, то угашения ориентировочного рефлекса совсем не наступало.

Таким образом, удаление коры больших полушарий приводит почти к полной потере возможности угашения ориентировочного рефлекса, а следовательно, этот рефлекс в значительной степени теряет свое биологическое значение в жизни декортицированных животных.

Оборонительный рефлекс. Оборонительные рефлексы у животных не исчезают с удалением у них коры больших полушарий. Гольц (1892) наблюдал этот рефлекс у собаки, когда ее выносили из клетки; при этом она лаяла, рычала, делала попытки кусаться. Ротман (1908) отмечал подобную реакцию у собаки при чесании боков ее тела, когда на ее морду садилась муха и т. д. Г. П. Зеленый (1933) наблюдал, что при кожном раздражении бескорковая собака поднимала шерсть, поджимала хвост или пыталась укусить. Оборонительные реакции в виде шипения, рычания и поднятия волос наблюдали на декортицированных кошках Дюссер де Баренн (1919), Шальтенбранд и Кобб (1931), Бард (1934), М. А. Панкратов (1938).

Наши наблюдения над проявлением оборонительных рефлексов у бескорковых кошек также показали, что у таких животных они ярко выражены и имеют характерную форму. Уколы кожи булавкой, механическое сжатие конечностей или хвоста, удар электрическим током вызывали у кошек урчание или шипение, оскаливание зубов, поворот головы в сторону раздражаемой части тела, но они никогда не кусали и не схватывали раздражающий объект. Подобные реакции правильнее называть псевдооборонительными, так как полезного эффекта животному они не дают. В некоторых случаях

оборонительный рефлекс у подопытных кошек принимал пассивную окраску. Так, при сильных звуках, например, при ударах по листу железа, животные приостанавливали свои движения, прижимались к полу и как бы «застывали на месте».

Таким образом, оборонительные рефлексy у кошек, лишенных коры больших полушарий, носят примитивный характер и представляют собой неадекватные реакции на действующие на них болевые раздражители. Они не могут обеспечить организму его сохранение от разрушающе или вредоносно действующих факторов.

Половой рефлекс. Ни Гольцу (1898), ни Ротману (1908) не удалось наблюдать у бескорковых собак полового рефлекса. Г. П. Зеленый (1930) у своих декортицированных животных впервые отметил наличие полового рефлекса. У одной собаки спустя 10½ месяцев после экстирпации наблюдалась течка. Попытка случить ее оказалась успешной. Реакция на coitus была очень резкой. У другой собаки также наблюдалась течка, но половое возбуждение было меньше. Половой рефлекс у бескоркового самца наблюдали С. И. Лебединская и И. С. Розенталь (1935). При попытке случить этого пса с сукой декортицированный самец упорно лизал ее, слегка кусал и пытался даже схватить суку передними лапами. Эрекции, однако, при этом не было. Э. А. Асратян (1959) пишет, что в его лаборатории у декортицированных самцов не видели естественной эрекции, но искусственно у них можно было вызвать эрекцию и эякуляцию. Было выяснено также, что у декортицированных самок сохраняются сезонные течки (Э. А. Асратян, 1959; Н. Ф. Попов, 1953).

Половые реакции у бескорковых кошек (самок) описал Бард (1934). Из его наблюдений следует, что у таких животных во время течки при введении во влагалище термометра может возникать типичное для самок половое поведение: опускание головы к груди, поднятие таза и хвоста, издавание особых звуков. Возможен coitus с нормальным самцом. Бард пришел к заключению, что особенностью полового рефлекса у бескорковых кошек является то, что если у нормальных кошек этот рефлекс в течение течки возникает «спонтанно», то у декортицированных — только при непосредственном половом раздражении.

М. А. Паламар
ванных котоз
кие животные
ного пола, и сам
В руководимо
цированных кот
кой, находящей
цадью 2x1,5 м.
ки, проявляли дв
пей, лизали и сле
ки в другое место
за самкой, пока си
кота было преиму
буждение, в то
приближался к на
в клетке большей п
лялось половое пов
С целью ограниче
этих декортицирова
меньших размеров
тесном контакте с
женный половой ре
лизал, покусывал с
шить coitus. Но вы
лось.
Мы предприняли
кового самца с ко
шария. Нам не уда
ных, однако, несс
удалось провести п
которая окотилась
ли отцовские домин
шерсть). Этот случ
лишенного коры бо
вину декортицирова
ется единственным
Следовательно,
полностью не лиша
лексы, в том числе
Рефлекс с в
совместно с М. М.
называемый «рефл
сировано в станке,
Беленков Н. Ю.

М. А. Панкратов (1938) показал, что у декортицированных котов может быть эрекция и эякуляция, но такие животные не привлекали объектов противоположного пола, и сами не отвечали на половые призывы.

В руководимой нами лабораторной клинике декортицированных котов помещали вместе с нормальной самкой, находящейся в состоянии течки, в клетку площадью $2 \times 1,5$ м. Такие животные, находясь вблизи самки, проявляли двигательное возбуждение, подходили к ней, лизали и слегка кусались. При перемещении самки в другое место клетки бескорковые самцы следовали за самкой, пока снова не приближались к ней. У одного кота было преимущественно общее двигательное возбуждение, в то время как другой значительно чаще приближался к находящейся в клетке самке. Однако в клетке большей площади у этого животного не проявлялось половое поведение, присущее нормальным котам. С целью ограничения свободы перемещения один из этих декортицированных самцов был помещен в клетку меньших размеров (40×60 см). Здесь, будучи в более тесном контакте с самкой, он проявлял хорошо выраженный половой рефлекс, характерным образом рычал, лизал, покусывал самку и даже делал попытку совершить coitus. Но выполнить половой акт ему не удавалось.

Мы предприняли попытку произвести случку бескоркового самца с кошкой, лишенной коры одного полушария. Нам не удалось наблюдать coitus у этих животных, однако, несомненно, в наше отсутствие самцу удалось провести половой акт и оплодотворить самку, которая окотилась 3 котятами. Родившиеся котята имели отцовские доминирующие признаки (черная короткая шерсть). Этот случай получения потомства от самца, лишенного коры больших полушарий, и самки, наполовину декортицированной, до настоящего времени является единственным.

Следовательно, отсутствие коры больших полушарий полностью не лишает животных проявлять половые рефлекс, в том числе совершать coitus.

Рефлекс свободы движений И. П. Павлов совместно с М. М. Губергрицем (1938) описали так называемый «рефлекс свободы». Когда животное фиксировано в станке, этот рефлекс проявляется в его дви-

гательном и секреторном возбуждении. «Конечно,— пишут авторы,— рефлекс свободы есть общее свойство, общая реакция животных, один из важнейших врожденных рефлексов. Не будь его, всякое малейшее препятствие, которое встречало бы животное на своем пути, совершенно прерывало бы течение его жизни»¹.

Наши наблюдения показали, что у кошек, лишенных неокортекса, можно видеть проявление рефлекса свободы движений, который более точно может быть обозначен как рефлекс устранения ограничения свободы движений. Однако этот рефлекс после экстирпации коры полушарий мозга претерпевает изменения.

Нормальные кошки, как известно, не переносят не только привязи, но и заключения в клетку. Длительное лишение кошек свободы движений, очевидно, может привести животных к смерти. У одной из наших кошек с удаленной корой одного полушария мы наблюдали рефлекс свободы движений в особенно резко выраженной форме. Помещенная в небольшую клетку (40 × 60 см) кошка сильно возбуждалась, насакивала на решетку клетки, просовывала сквозь нее лапы, царапала пол и т. д. Попытка ограничить движения животного путем установки фанерной перегородки в той же клетке не привела к желаемому результату, кошка по-прежнему была возбуждена в клетке, принимая в ней самые необычные позы: вниз спиной, вцепившись в решетку и т. п. Стоило кошку извлечь из клетки, как она становилась спокойной и не проявляла того возбуждения и беспокойства, которое было в клетке.

После удаления у этой кошки коры второго полушария ее поведение резко изменилось. Теперь в этой же клетке кошка сидела спокойно, не делая попыток к освобождению. Однако полностью «рефлекс свободы» у кошки не исчез. Если кошку привязывали веревкой длиной 0,5—1 м к стенке комнаты, то она проявляла признаки беспокойства, возбуждения, непрерывно двигалась, пытаясь вытянуть голову из державшего ее ошейника. Рефлекс свободы движения у бескорковых кошек проявлялся и тогда, когда они находились в ру-

¹ И. П. Павлов: Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.—Л., 1938, стр. 346.

ках экспериментатора, который не позволял им совершать какие-либо движения; животные упорно стремились вырваться и освободиться.

Таким образом, представляется возможным сделать вывод, что у кошек, лишенных коры больших полушарий, имеется рефлекс свободы движений, но в несколько менее выраженной степени, чем у нормальных животных.

Другие рефлексy. Из других сложных безусловных рефлексов, наблюдаемых у бескорковых кошек, следует указать на проявление лизательного рефлекса, отмеченного также Бардом (1933). Лизательный рефлекс более или менее отчетливо восстанавливался у этих животных через 2—3 недели после декортикации. В первое время лизание происходило чрезвычайно неkoordinированно, однако и в течение всей дальнейшей жизни кошки не проявляли того совершенства в этом двигательном акте, которое присуще нормальным животным. Кошки лизали только легко доступные для них участки своего тела, часто «промахивались» и производили движения языком по воздуху. В то же время зона вызывания лизательного рефлекса была расширена: он мог быть вызван у декортицированных кошек раздражением почти всех участков их кожи. У них можно было наблюдать и так называемый умывательный рефлекс (животное сначала лижет свою переднюю лапу, а затем заносит ее назад и обтирает голову). Этот рефлекс у бескорковых кошек был весьма неkoordinированным.

Бард (1934) наблюдал у декортицированных кошек реакции ярости (rage) и страха (fear). Первая из этих реакций выявлялась в том, что при сдавливании хвоста животных тело их изгибалось, волосы на спине поднимались, животные громко урчали, шипели, оскаливались; при этом зрачки расширялись, частота сердечных сокращений увеличивалась. Реакция страха вызывалась громкими звуками, шумом высокого тона или свистом. При этом происходило втягивание и опускание головы, сгибание тела, мяукание. Характерным для данной реакции было прижимание тела и хвоста к полу, а также стремление отдалиться от места раздражающего звука. Наши опыты подтвердили эти наблюдения Барда: описанные явления, по нашему мнению, относятся к оборонительным рефлексам.

У кошек (а также и собак) имеется сложный рефлекс, проявляющийся после окончания акта мочеиспускания или дефекации. Животное проделывает движение своими конечностями, с помощью которых засыпает песком или землей свои испражнения. Этот рефлекторный акт в несовершенной форме наблюдался и у наших бескорковых кошек.

Таким образом, у животных, лишенных коры больших полушарий (неокортекса), существуют механизмы, обеспечивающие осуществление целого ряда сложных безусловных рефлексов (пищевого, оборонительного, ориентировочного, полового, устранения ограничений свободы движений, лизательного, умывательного и др.). Все эти рефлексы изменены в сторону уменьшения приспособления животного к внешней среде. Отсюда вытекает вывод, что кора больших полушарий принимает участие в осуществлении сложных безусловных рефлексов, придавая им более совершенную форму, важную для существования животного.

УС
у ДЕКОРТ

Изучение это
только тогда, ко
рефлексы. Однак
наблюдения, пров
Гольцем (1892)
больших полушар
собака до конца с
и отбивалась, ко
«приятного» проце
водо том, что она
выков или каког
факт по ряду при
рящим в пользу т
ных не могут уст
Во-первых, как за
зование данного п
сильным раздраже
вов животного и,
Гольцем, была уда
шарий, но и сильн
мус и другие нерв
холмия (Хольмс, 1
У собаки, лише
ман (M. Rothman,
рации «выдрессиро
тона. После экстр
дрессировки исчез
зом

УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ У ДЕКОРТИЦИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

Изучение этого важного вопроса могло начаться только тогда, когда И. П. Павлов открыл условные рефлексы. Однако некоторое отношение к этому имеют наблюдения, проведенные еще в конце прошлого века Гольцем (1892) на собаке, впервые лишенной коры больших полушарий. Гольц на основании того, что эта собака до конца своей жизни всегда бурно реагировала и отбивалась, когда ее брали из клетки для такого «приятного» процесса, каким является еда, сделал вывод о том, что она не могла приобретать каких-либо навыков или какого-либо жизненного опыта. Но этот факт по ряду причин не является убедительным и говорящим в пользу того, что у декортицированных животных не могут устанавливаться новые временные связи. Во-первых, как замечает Г. П. Зеленый (1930), образование данного пищевого рефлекса могло тормозиться сильным раздражением с гиперестезированных покровов животного и, во-вторых, у собаки, наблюдаемой Гольцем, была удалена не только кора больших полушарий, но и сильно повреждено полосатое тело, таламус и другие нервные образования, вплоть до четверохолмия (Хольмс, 1901).

У собаки, лишенной коры больших полушарий, Ротман (M. Rothman, H. Rothman, 1908, 1923) еще до операции «выдрессировал» схватывание пищи при звучании тона. После экстирпации оказалось, что результаты дрессировки исчезли, а попытка вновь таким же образом «выдрессировать» собаку окончилась безуспешно.

Однако Ротман указывает, что при даче «дрессировочного» звука его бескорковое животное начинало производить жевательные движения. Последний факт автор рассматривает как явление, которое должно указывать на возможность дрессировки бескорковой собаки.

Первый, кто сделал попытку образовать условный рефлекс у животных, лишенных коры больших полушарий, используя классический метод, был сотрудник И. П. Павлова Г. П. Зеленый (1911—1912). Г. П. Зеленому удалось получить собаку с удаленной корой больших полушарий, которая прожила после экстирпации 11 месяцев. У этой собаки был выведен наружу проток околоушной железы и исследована возможность образования слюнных условных рефлексов. Автор вырабатывал так называемый водяной условный рефлекс, который состоит в том, что если животному с помощью особого приборчика вливать в рот раствор кислоты, то после нескольких таких вливаний введение в рот только чистой воды, которая обычно не ведет к слюноотделению, вызывает выделение большого количества слюны.

До удаления коры второго полушария Г. П. Зеленый в течение 2 недель произвел собаке 40 вливаний раствора соляной кислоты. После этого у собаки не только кислота, но и вода вызывала слюноотделение.

Через 6 дней после удаления коры второго полушария было испытано вливание воды в ротовую полость. Условный рефлекс отсутствовал, безусловное же действие кислоты, сопровождались выделением слюны. В течение более полугода Г. П. Зеленый произвел животному 442 вливания кислоты. Теперь не только кислота, но и вода вызывала слюноотделение. Однако поскольку рефлекс на воду не удавалось угасить (в течение месяца было произведено 130 вливаний одной воды), автор не мог заключить, что вызываемое слюноотделение по своей природе являлось условнорефлекторным.

У этой же собаки Г. П. Зеленый образовывал слюнный рефлекс на тон духового камертона. Условный сигнал подкреплялся вливанием в рот раствора соляной кислоты. Было произведено более 300 сочетаний, но образовать условный рефлекс так и не удалось.

Макроскопическое обследование мозга этой собаки показало, что повреждения были велики и они распро-

странились зате
рий. По этому
собаки мозга
у собаки Гольда
роскопическое
ло выполнено Д.
Оно уточнило ра
ковых нервных
инсула, генуальн
извилины. Однако
с остальным мозг
могли функционир
тек. Обонятельн
Аммоновы рога
состоянии. Задеты
Паллидум в своей
при операции. Та
вследствии почти
галамуса вместе
представлена лишь
экстирпирован. Ме
ваны, дегенеративн
Как видно из этих
рушения подкорк
лики.

При таких зна
трудно и едва ли
ловнорефлекторных
случае и делать зак
латорной деятельно
А между тем опыты
единственными эксп
животными, на осно
коре полушарий ка
рефлексов.

Двигательные

Г. П. Зеленый со
шем вновь сделал по
ных коры больших
перь кору удаляли с

страшились далеко за пределы коры больших полушарий. По этому поводу Г. П. Зеленый писал, что у его собаки мозг не только был больше атрофирован, чем у собаки Гольца, но и удалено его было больше. Микроскопическое исследование мозга этого животного было выполнено Д. Третьяковым и опубликовано в 1925 г. Оно уточнило размеры мозговых повреждений. Из корковых нервных образований оказались неудаленными: инсула, гентуальная извилина и задняя сплениальная извилина. Однако многие участки из них утратили связь с остальным мозгом, были атрофированы и, конечно, не могли функционировать. Частично сохранился палеокортекс. Обонятельный тракт был полностью перерожден. Аммоновы рога находились в сильно поврежденном состоянии. Задетым ножом оказалось и хвостатое тело. Паллидум в своей передней части был также надрезан при операции. Таламус в значительной степени изменен вследствие почти полной дегенерации его ядер. Часть таламуса вместе с подушкой (с левой стороны) была представлена лишь нейроглией. Левый зрительный тракт экстирпирован. Медиальные коленчатые тела атрофированы, дегенеративно изменены и уменьшены в размерах. Как видно из этих данных, первичные и вторичные нарушения подкорковых образований были очень велики.

При таких значительных повреждениях подкорки трудно и едва ли возможно ожидать образования условнорефлекторных временных связей. Нельзя в таком случае и делать заключение об отсутствии условнорефлекторной деятельности у декортицированных животных. А между тем опыты Г. П. Зеленого в то время были единственными экспериментами с декортицированными животными, на основании которых и делался вывод о коре полушарий как обязательном органе условных рефлексов.

Двигательные оборонительные рефлексы

Г. П. Зеленый со своими сотрудниками в дальнейшем вновь сделал попытку образовать у собак, лишенных коры больших полушарий, условные рефлексы. Теперь кору удаляли с меньшими, чем у предыдущего жи-

вотного, повреждениями подкорки и использовали не секреторную, а двигательную методику.

Г. П. Зеленый с сотрудниками (С. С. Полтырев и Г. П. Зеленый, 1929, 1930; Г. П. Зеленый, 1928, 1930; С. С. Полтырев, 1930; Г. П. Зеленый и Б. И. Кадыков, 1938) проводили опыты на 3 бескорковых собаках. В статье С. С. Полтырева и Г. П. Зеленого (1930) указывалось, что у одной из них (Гамма) был умышленно оставлен неудаленным небольшой кусочек коры в височной доле у основания мозга с левой стороны. У этой собаки образовывался условный оборонительный рефлекс на звук свистка, который подкреплялся ударом электрического тока в левую переднюю лапу. После 103 сочетаний этих раздражителей у собаки начала проявляться оборонительная реакция при звуке условного сигнала. При этом животное поднимало левую переднюю лапу и часто пятилось назад. Оказалось, что после образования этого рефлекса и другие сильные звуки стали вызывать подобную оборонительную реакцию, но в слабой степени. Однако при отсутствии подкрепления реакции на эти звуки угасали. Так, испробованный звук охотничьего рога сначала также вызывал оборонительную двигательную реакцию, но после 13 повторений без подкрепления эта реакция исчезла. Далее, у этой же собаки был образован условный рефлекс на звук трещотки, который подкреплялся ударами электрического тока в правую переднюю лапу. Рефлекс образовался после 43 сочетаний. Затем была показана возможность образования у животного дифференцировки на звук свистка и трещотки. У этой же собаки был выработан также условный оборонительный рефлекс на свет от электрической лампы. Для образования его потребовалось применить 200 сочетаний.

Так как у этого животного при операции был оставлен кусочек коры, относящийся к височной доле, можно было предполагать, что условные рефлексy на звуки у него образовались при участии именно этого участка коры. Однако, как указывают авторы, у их второй собаки (Дельта) был оставлен лишь тонкий слой мозгового вещества над хвостатым телом левого полушария, а у третьей (Эпсилон) — умышленно сохраненных кусочков коры совсем не было, и все же подобные условные рефлексy удалось образовать и у этих животных.

У собаки Дельта
на звук свистка обра-
свет от электрической
У этого же животного
рошительные рефлексy
камертона. Затем
второй из этих тонов
вый тон отрицательным
электрического тока.
начал вызывать мень-
снижение эффекта уси-
величины через 153 п-
через месяц начала
лекса на тон «с» про-
без подкрепления, а н-
жения, при сохранении
сделали заключение,
отличал тона, но по-
было невозможно, по-
вотного были ослаблен-
У этой собаки в отл-
признаки обоняния. Ко-
миску с мясом, она н-
Пользуясь этим, Г. П. З-
предприняли попытку в-
запах ванилина. Перед-
запах ванилина собак-
действие ванилина подк-
первых 7 таких сочетан-
видимой реакции, но п-
проявила такую же реак-
мяса. Поэтому, заключа-
стал возбудителем усло-
У третьей собаки (Э-
вырабатывался оборон-
шотки. Первая серия о-
таний раздражителей, по-
ла. Опыты пришлось п-
желого состояния через нес-
проведенная через нес-
способность образования
собаки, который был за-
ний.

У собаки Дельта условный оборонительный рефлекс на звук свистка образовался после 142 сочетаний, а на свет от электрической лампы — после 129 сочетаний. У этого же животного были выработаны условные оборонительные рефлексy на тон «фис» и тон «с» духового камертона. Затем образовывалась дифференцировка, второй из этих тонов был положительным сигналом, первый тон отрицательным, т. е. не подкреплялся ударами электрического тока. После 47 повторений тон «фис» начал вызывать меньший эффект, чем тон «с». Это снижение эффекта усиливалось и достигло наименьшей величины через 158 применений отрицательного тона, через месяц начала работы. Так как угашение рефлекса на тон «с» происходило через 6 раздражений без подкрепления, а на тон «фис» через 3—4 раздражения, при сохранении рефлекса на тон «с», авторы сделали заключение, что слуховой анализатор собаки отличал тона, но полной дифференцировки добиться было невозможно, по-видимому, из-за того, что у животного были ослаблены процессы торможения.

У этой собаки в отличие от двух других проявлялись признаки обоняния. Когда собаке подносили к морде миску с мясом, она начинала нюхать и искать мясо. Пользуясь этим, Г. П. Зеленый и Б. И. Кадыков (1938) предприняли попытку выработать условный рефлекс на запах ванилина. Перед этим авторы убедились, что на запах ванилина собака никак не реагирует. Далее, действие ванилина подкреплялось едой мяса. В течение первых 7 таких сочетаний ванилин не вызывал никакой видимой реакции, но при 8-м его применении собака проявила такую же реакцию искания, как и при запахе мяса. Поэтому, заключают авторы, ванилин, безусловно, стал возбудителем условного рефлекса.

У третьей собаки (Эпсилон), как и у первых двух, вырабатывался оборонительный рефлекс на звук трещотки. Первая серия опытов, состоявшая из 150 сочетаний раздражителей, положительного результата не дала. Опыты пришлось прекратить из-за болезни и тяжелого состояния животного. Повторная серия опытов, проведенная через несколько месяцев, показала возможность образования условного рефлекса и у этой собаки, который был зарегистрирован после 130 сочетаний.

К сожалению, в литературе, мы не нашли данных анатомо-гистологического исследования мозга этих трех подопытных животных.

Вслед за Г. П. Зеленым, Куллер и Метлер (19346) сделали попытку образовать условный рефлекс у своей декортицированной собаки. Условными сигналами в их экспериментах являлись звонок, метроном и свет, безусловным раздражителем — удар электрического тока в заднюю лапу животного. Авторы ставили опыты ежедневно, давая в день по две серии сочетаний, каждая из которых включала 25 сочетаний. При образовании условного рефлекса на звонок ответная оборонительная реакция на этот раздражитель была отмечена после 7 сочетаний. В дальнейшем эта реакция проявлялась более или менее регулярно, но редко превышала 50% общего за данную серию сочетаний количества раздражений. Условный рефлекс на свет образовывался при комплексном действии светового раздражителя (электрическая лампа) со звонком, на который ранее был выработан условный рефлекс. Через 50 сочетаний этого комплексного раздражителя с безусловным, как пишут авторы, уже один световой раздражитель приблизительно в 50% всех применений светового раздражителя давал условнорефлекторную оборонительную реакцию. Микроскопическое исследование мозга этой бескорковой собаки показало, что неокортекс у нее был удален почти полностью.

Метлер, Метлер и Куллер (1935) изучали возможность образования условных рефлексов и у другой собаки, лишенной коры головного мозга. Кора мозга в этом случае удалялась в четыре приема в течение 6 месяцев. После этого животное прожило 9 месяцев и в хорошем состоянии было убито. Исследование мозга собаки показало, что кора была удалена полностью, за исключением небольших участков, с обеих сторон прилегающих к хвостатому телу. Из подкорковых образований был поврежден таламус с левой стороны. В этом случае авторам удалось образовать оборонительный двигательный условный рефлекс на тон 1000 гц, а также дифференцировку на звонок. Затем условный рефлекс на тон был угашен и выработан положительный рефлекс на звонок. Условный рефлекс на свет от электрической лампы у этого животного образовать не удалось. Авто-

ры связывают этот отрицательный результат с данными микроскопического анализа мозга собаки, который показал, что наружные коленчатые тела с обеих сторон были окружены фиброзной тканью. У этого же животного были образованы условные рефлексы на температурные и тактильные раздражители.

А. А. Линдберг (1941) указывает, что у наблюдаемых им собак, перенесших практически полную декортикацию, при известных условиях имело место образование общей «диффузной» условной оборонительной двигательной реакции, выражавшейся в двигательном возбуждении собаки во время действия условного раздражителя. У таких собак, указывает автор, можно было отметить также ряд явлений, свойственных условнорефлекторной деятельности, как, например: постепенность образования рефлекса, возможность его угашения и т. п. Вместе с тем А. А. Линдберг заключает, что выработка как пищевых, так и двигательных оборонительных условных рефлексов, по крайней мере при тех условиях, при которых они с легкостью образуются у неоперированных собак, является невозможной.

При попытке образовать у собаки, лишенной всего неокортекса и в значительной мере старой коры, двигательный оборонительный условный рефлекс в форме поднимания лапы при звуке метронома или звонка (безусловный сигнал раздражение электрическим током конечности) Н. Ф. Попов (1950, 1953) получил положительный результат. Однако по своему характеру условный ответ был «диффузным» (отсутствовало локальное движение лапы и не было четкости ответа, свойственной нормальным животным). Угашение этой реакции не происходило, дифференцировки не вырабатывались, поэтому рефлекс, выработанный у декортированной собаки, автор считает не «павловским» условным рефлексом и рассматривает его как «приспособление» типа «проторения» или «доминанты».

Результаты гистологического исследования мозга этой собаки показали, что кора полушарий у животного была удалена почти полностью, включая и многие периаффортикальные и аффортикальные формации. Среди подкорковых узлов наиболее значительно изменен зрительный бугор, некоторые ядра которого, особенно наружные, превратились в сплошной глиозный ру-

бец. Почти полная гибель клеток отмечена в наружных и внутренних коленчатых телах. Гибель ганглиозных клеток произошла и в метаталамусе. Эпиталамус и гипоталамус изменены меньше. Значительно пострадали полосатые тела, бледный шар. Большие изменения отмечены и в среднем мозгу (переднее и особенно заднее двухолмие, красное ядро, черная субстанция и др.).

Приведенные данные позволили Н. Ф. Попову сделать заключение, что эту собаку правильнее называть бульбарной, чем таламической, настолько серьезны были вторичные изменения в подкорковых образованиях. Интересно, что даже при таких серьезных, не только диэнцефальных, но и мезэнцефальных нарушениях головного мозга у животных сохраняется способность к установлению некоторых временных связей.

С той же целью исследования возможности образования условных рефлексов у бескорковых собак производил Бромилей (R. Bromiley, 1948a). Он вырабатывал условный оборонительный рефлекс на световой и звуковой раздражители у собаки, прожившей под его наблюдением около 3 лет. Условные сигналы подкреплялись ударами электрического тока в заднюю лапу. Автору удалось получить отчетливый, отдифференцированный условный рефлекс спустя 600 сочетаний. Подобный рефлекс был образован и на свет. Однако рефлекс были непрочны. Гистологическое исследование показало, что неокортекс у этой собаки был удален полностью за исключением коры в области прореа, инсула и лимбической части. С обеих сторон частично была повреждена подкорка (путамен, хвостатое тело). В опытах Загера и сотрудников (O. Sager, 1960, 1961), проведенных на декортицированных собаках и кошках, звуковой раздражитель сочетался с безусловным болевым электрическим раздражением задней лапы, которое вызывало отдергивание конечности и вегетативно-аффективную реакцию: расширение зрачков, учащение дыхания, двигательное беспокойство, мяуканье у кошек и лай у собак. После многочисленных сочетаний эти аффективные реакции (без отдергивания лапы) стали появляться при действии одного звукового раздражения. Через 6 неподкреплений эта реакция угасала, однако дифференцировок у этих животных автору выработать не удалось. Оказалось, что у животных был удален не

только неокортекс.
Различные исследования
Морфологическое
Отек показал, что
От обильного
входя и незначитель
обильных долей
ми. В субкортикаль
перерождение латер
ного бугра, а также
тых тел. Полностью
промежуточная ма
длинное ядро (септум)
ларафаскулярное
тативно-аффективных
работывались автор
ими замыканием в
гу, куда поступают
тикулярной формаци
не только неокорте
пишет О. Загер, об
не удалось.
Таким образом, э
ных рефлексов у со
хотя в некоторой
целом показывают во
ределенных временн
таты этих экспериме
личными размерами
следующих вторичн
(Н. Ф. Попов, в перв
кортикации удалял не
палеокортекс, значите
ковые образования. Е
вых поражений, усугу
ными изменениями, ба
мозг у этих животных
вать. Конечно, трудно
рефлексов у животных
кора, но и в значите
образования. В тех
полушарий (неокорте
катно (Г. П. Зеленый

только неокортекс, но и значительно повреждены образования старой коры.

Морфологическое изучение мозга этих подопытных собак показало полное удаление у них неокортекса. От обонятельного мозга оставались интактными грушевидная и незначительные участки задней и передней обонятельных долей вместе с обонятельными луковицами. В субкортикальных образованиях отмечено полное перерождение латеральных и вентральных ядер зрительного бугра, а также наружных и внутренних коленчатых тел. Полностью сохранились ядра средней линии, промежуточная масса, внутримышечные ядра, срединное ядро (*centrum medianum*), паратениальное ядро, парафасцикулярное ядро и гипоталамус. Наличие вегетативно-аффективных условных реакций, которые вырабатывались авторами у этих животных, объясняется ими замыканием временной связи в обонятельном мозгу, куда поступают соответствующие импульсы из ретикулярной формации. У собак, подвергшихся удалению не только неокортекса, но и обонятельного мозга, как пишет О. Загер, образовать таких условных реакций не удалось.

Таким образом, эксперименты с выработкой условных рефлексов у собак, подвергшихся декорткации, хотя в некоторой степени и противоречивы, однако в целом показывают возможность образования у них определенных временных связей. Неоднородные результаты этих экспериментов, очевидно, обусловлены различными размерами произведенных экстирпаций и последующих вторичных изменений. Ряд авторов (Н. Ф. Попов, в первых работах Г. П. Зеленый) при декорткации удалял не только неокортекс, но и архи- и палеокортекс, значительно повреждая при этом подкорковые образования. В результате первичных подкорковых поражений, усугублявшихся значительными вторичными изменениями, базальные ганглии и промежуточный мозг у этих животных едва ли могли функционировать. Конечно, трудно ожидать образования условных рефлексов у животных, у которых не только отсутствует кора, но и в значительной мере поражены подкорковые образования. В тех же случаях, когда кора больших полушарий (неокортекс) экстирпировалась более деликатно (Г. П. Зеленый, И. С. Розенталь и С. И. Лебедин-

ская и др.) и подкорковые структуры сохранялись лучше, образовывались и рефлексy, имеющие определенное сходство с условными.

Исследований, посвященных изучению возможности образования временных связей у бескорковых кошек, меньше, чем у собак, однако они значительно менее противоречивы.

В опытах на одной бескорковой кошке, у которой, как показало морфологическое исследование, практически был удален весь неокортекс, а архикортекс, палеокортекс и подкорковые образования первично почти не были повреждены, М. А. Панкратов (1938) образовывал оборонительную временную связь. Условным сигналом являлся метроном, безусловным — болевое раздражение хвоста (сдавливание пальцами рук). После 76 сочетаний при звуке метронома кошка начинала шипеть и оскалывать зубы. В первое время наблюдалась генерализация, затем метроном был отдифференцирован и посторонние звуки стали для кошки безразличными. Эта условнорефлекторная двигательная реакция кошки образовалась после 220 сочетаний. Она выражалась в двигательном беспокойстве животного. Далее М. А. Панкратов угашал образованную им у декортицированной кошки временную связь. Угашение происходило после 5—7 применений одного условного сигнала без подкрепления. Автору удалось также получить относительную дифференцировку M_{100} от M_{200} .

Имеются отдельные данные, что у более низко организованных животных, чем кошка и собака, после удаления коры полушарий временные связи образуются легко и в отчетливой форме. О. А. Крылов (1959) изучал оборонительные (отряхивательные) условные рефлексy у кроликов до и после декорткации на световые и звуковые условные раздражители, как положительные, так и отрицательные по своему значению. Безусловный раздражитель — электрический ток — действовал на ушную раковину. Было обнаружено, что рефлексy, выработанные у кроликов до операции, после прерыва в $2\frac{1}{2}$ месяца в связи с операцией исчезали, но относительно скоро могли быть восстановлены (18 сочетаний). У декортицированных кроликов были хорошо выражены дифференцировки такие, как на прерывистый и непрерывный звонок, а также на свет с частотой 60

и 120 мельканий в минуту. Автор отмечает нестойкость дифференцировочного торможения и меньшую прочность положительных условных рефлексов по сравнению с нормальными животными.

В наших экспериментах на декортицированных кошках (Н. Ю. Беленков, 1950а, 1954) для регистрации двигательных ответов использовались фото- и кинорегистрация. Во время опыта животные находились в клетке площадью 42×65 см. Эти размеры не ограничили значительно их движений и позволяли животным свободно перемещаться в клетке.

Безусловным раздражителем являлось действие электрического тока на переднюю левую лапу животного. На это раздражение декортицированные кошки отвечали отчетливой и интенсивной оборонительной реакцией, носившей обобщенный двигательный характер (шипение, рычание, движение тела назад). Правда, иногда отмечалось и более или менее локальное отдергивание раздражаемой конечности. Условными раздражителями служили световые (электрическая лампа) и звуковые (метроном, электрический звонок) раздражители, которые располагались на расстоянии $1-1\frac{1}{2}$ м от клетки с животным.

Опыты ставились ежедневно. В течение одного опытного дня давалось 20—25 сочетаний. Интервалы времени между отдельными сочетаниями составляли не менее 4 минут. Раздражения давались в следующем порядке: включался условный раздражитель, через 3—4 секунды к этому раздражителю присоединялся безусловный раздражитель — электрический ток, действующий в течение 1 секунды. Оба раздражения прекращались одновременно.

Оборонительные условные рефлексы вырабатывались у 4 декортицированных кошек. У каждой из них удалось установить определенную временную связь.

Примером этого могут служить эксперименты на кошке № 9. На опыты животное было взято через $1\frac{1}{2}$ месяца после удаления коры второго полушария. Опыты начались с образования условного рефлекса на свет от электрической лампы. В 1-й день, в течении всего опыта, при вспыхивании света кот или совсем не реагировал на раздражитель, или проявлял слабую ориентировочную реакцию. Бесусловный раздражитель вызывал резкую оборонительную реакцию в виде отдергивания

всего тела назад, приподнимания передней лапы. Реакция сопровождалась рычанием животного. На 2-й день опытов общая картина ответных реакций на раздражители не изменилась. На 3-й день мы имели возможность отметить первые признаки образования временной свя-



Рис. 5. Двигательный оборонительный условный рефлекс у декортицированных кошек. Условный раздражитель — метроном. Безусловный раздражитель — удар электрического тока в лапу.

Верхние кадры — до дачи условного сигнала, нижние кадры — во время его действия. а — кот № 9; б — кот № 6.

зи. При 6-м раздражении условным сигналом (т. е. после 50 примененных сочетаний от начала работы) кот при вспыхивании света зарычал. До этого подобная реакция наблюдалась только при действии безусловного раздражителя. Условная голосовая реакция повторилась в этот день еще несколько раз. На следующий день была зарегистрирована и двигательная условная оборонительная реакция; на 91-м сочетании от начала опытов, животное при включении условного сигнала отдернулось назад и прижалось к полу, как бы ожидая удара электрического тока (рис. 5, а).

В первый день, когда у кота № 9 было отмечено образование оборонительной двигательной временной связи, она проявилась лишь в 4 случаях из 25 раздражений, на следующий день временная связь наблюдалась уже в 8 случаях из 20 раздражений. В последующие дни временная оборонительная связь регистрировалась еще чаще. Таким образом, по мере увеличения количества сочетаний условный рефлекс у кота № 9 укреплялся и проявлялся все более регулярно.

Однако более $\frac{3}{4}$ условных оборонительных реакций в ответ на действие светового сигнала в течение одного опытного дня у этого животного отметить не удалось. Определенное количество применений условного сигнала проходило без видимой двигательной оборонительной реакции. Образованная оборонительная двигательная реакция у этой, как и у других бескорковых кошек, носила характер обобщенного двигательного акта, без выраженных признаков локальных оборонительных движений раздражаемой конечности.

После образования условного рефлекса на свет у кошки была выработана временная связь и на звук M_{200} . Образование этого рефлекса произошло после 40 сочетаний, т. е. значительно скорее, чем на световой раздражитель. В этом случае условная реакция проявлялась при каждом раздражении и отсутствие ее являлось исключением. Как у кота № 9, так и у других декортицированных кошек, двигательный условный рефлекс на звуковой раздражитель проявлялся более интенсивно и регулярно, чем на световой условный раздражитель.

У другого кота (№ 6) опыты были начаты еще тогда, когда у животного была удалена кора только одного правого полушария. Эксперименты начались через 2 месяца после произведенной операции. Условным раздражителем являлся свет (лампа 200 вт), безусловным — удар электрическим током в левую переднюю лапу, т. е. конечность противоположную удаленному полушарию. На 2-й день опытов, после в общей сложности 27 сочетаний у кота образовался условный рефлекс, выражавшийся в оборонительном движении конечности. Для закрепления этого рефлекса в течение последующих 15 дней было дано 320 сочетаний.

Дальнейшие эксперименты с этим котом проводили после удаления коры второго полушария. Оказалось, что выработанные ранее четкие локальные оборонительные движения передней левой конечности исчезли. Правда, в первые дни опытов после удаления второй половины коры полушарий наблюдались некоторые движения животного во время действия условного сигнала, однако трудно было установить, являлась ли эта реакция условнооборонительной. После 92 сочетаний весьма определенно начала проявляться условнорефлекторная реакция, выражавшаяся в беспокойных движениях животного, прижимании к полу, отдергивании тела назад, рычании. С каждым днем эта реакция обнаруживалась все более и более регулярно, достигая $\frac{9}{10}$ случаев от всех применений условного раздражителя в течение опытного дня. Ниже приводится выписка одного из протоколов опыта.

Кот № 6. 15/V 1947. Условный раздражитель — свет электрической лампы (200 вт), безусловный — удар электрическим током в переднюю лапу.

Время	Порядковый № применения условного раздражителя (после удаления коры второго полушария)	Порядковый № применения условного раздражителя в данном опыте	Интенсивность двигательной реакции при действии условного раздражителя	Внешнее проявление условной реакции
10.20	180	5	++	Попятился, прижался к углу клетки.
10.25	181	6	++	Рычит
10.29	182	7	+++	Прижался к полу
				Резко отдернулся назад, уперся задней частью тела в стенку клетки
10.38	183	8	+++	Резко отдернулся назад, уперся задней частью тела в стенку клетки
10.39	184	9	++	Прижался к полу, пятится

У этого же кота был выработан оборонительный условный рефлекс на звук M_{200} . Он образовался сравнительно легко, спустя 32 сочетания, примененных в тече-

некоторые из них
область мозга
локальные движения
это абсолютное
метить, что у
вышнего уровня
определенная
поднятия раздража
реакция и не сдерж
Прежде чем пере
каснемся ряда раб
их рефлексов у жи
занной корой полуш
описанных опытах у
полудекортицирован
некоторые авторы с
ления на основании
изации условного
М. И. Юрман (1925)
лекс у собак с уд
больших полушарий,
денной» стороне жи
положной удаленном
чить специфическую
ую реакцию конечн
включили, что усл
временная связь у ж
тельно в пределах
Г. П. Зеленому и А
вырабатывать у под
оборонительную реак
тивоположной удален
это подтвердили С.
(1936), А. А. Линдбе
лей (Bromiley, 1948)
была удалена кора
и у этих животных
нительные рефлекс
разовые на обеих
вают и наши, опис
проведенные после
шария.

ние 2 опытных дней. Как у кота № 9, так и у кота № 6 условная двигательная оборонительная реакция носила обобщенный характер. У них не отмечалось отчетливых локальных движений раздражаемой конечности, как это наблюдалось у нормальных животных. Следует отметить, что у этих животных поза тела, распределение мышечного тонуса были такими, при которых создается определенная установочная реакция, необходимая для поднятия раздражаемой лапы, хотя локальная условная реакция и не совершалась (рис. 5, б).

Прежде чем перейти к описанию дальнейших опытов, каснемся ряда работ, посвященных образованию условных рефлексов у животных с односторонне экстирпированной корой полушарий, поскольку в некоторых вышеописанных опытах условный рефлекс вырабатывался у полудекортицированных животных, а также потому, что некоторые авторы считают возможным делать заключения на основании опытов на таких животных о локализации условного замыкания. Д. С. Фурсиков и М. И. Юрман (1925а, б), вырабатывая условные рефлексы у собак с удаленной с одной стороны корой больших полушарий, пришли к выводу, что на «поврежденной» стороне животного, т. е. на стороне, противоположной удаленному полушарию, невозможно получить специфическую локализованную оборонительную реакцию конечности. На основании этого авторы заключили, что условнорефлекторная оборонительная временная связь у животных осуществляется исключительно в пределах коры головного мозга. Однако Г. П. Зеленому и А. Руковяткиной (1925) удавалось вырабатывать у подобных собак локальную условно-оборонительную реакцию конечности и на стороне, противоположной удаленному полушарию. В дальнейшем это подтвердили С. С. Полтырев и В. А. Алексеев (1936), А. А. Линдберг (1941) и многие другие. Бромилей (Bromiley, 1948б), работая с кошками, у которых была удалена кора одного полушария, установил, что и у этих животных двигательные локальные оборонительные рефлексы представляется возможным образовать на обеих сторонах тела. На это же указывают и наши, описанные выше опыты на коте № 6, проведенные после удаления у него коры одного полушария.

Таким образом, следует считать, что при экстирпации коры одного полушария условные рефлексы могут быть выработаны на двигательные аппараты обеих сторон тела животного. Однако подобный факт еще не дает оснований делать заключение, что условный рефлекс на «поврежденной» стороне тела образуется за счет функции нервных образований, не принадлежащих коре больших полушарий. Можно полагать, что эти условные рефлексы связаны с деятельностью не удаленной половины коры полушарий, которая имеет в себе представительство как контралатеральной, так и ипсилатеральной сторон тела. К сказанному можно добавить, что сейчас уже достоверно установлено, что не все волокна пирамидного пути совершают перекрест, часть их остается на той же стороне тела.

У бескоркового кота № 10 оборонительный двигательный условный рефлекс образовывался на действие света от электрической лампы. Работа началась через 5 месяцев после декорткации. В первые два дня опытов никаких признаков выработки временной связи не проявлялось. На 3-й день при 5-м применении светового сигнала в данном опыте и 60-м от начала работы кот заурчал. С этого момента голосовая реакция животного начала наблюдаться регулярно. Однако двигательная реакция отсутствовала. Только после 241-го сочетания при включении света у кота начала регулярно регистрироваться отчетливая двигательная реакция.

Часто перед началом опытов при помещении кота № 10 в экспериментальную клетку и во время фиксирования на его лапе манжеты с электродами животное проявляло оборонительную реакцию в виде шипения и урчания. Это свидетельствовало о том, что у кота образовалась определенная временная связь и с обстановкой, в которой производилось болевое раздражение.

У декортицированного кота № 14 (рис. 6) оборонительные временные связи вырабатывались после того, как были выработаны пищевые двигательные временные связи на звуковой и световой сигналы. Сначала образовывался оборонительный условный рефлекс на M_{200} . Ход выработки временной связи этого животного не отличался от образования подобных временных связей у других декортицированных кошек. Условный рефлекс установился через 56 сочетаний. Условная реакция вы-

ражалась в
движении все
го, отдергива
жаемой конеч
ствовало.

Попытка
у этого кота
рефлекс на с
дражитель (л
окончилась не
ло дано 240
никаких при
зования време
обнаружено не
дует отметить
период работ
ного исчезла
ботанная на с
дражитель пи
гательная
связь. По-види
ты исчезнове
ботанного усло
лекса и нево
образования н
ловного реф
световой раз
находились в
висимости от п
ших у животн
ных изменени
шемся мозгу,
ших и зритель
гистологическо
зало наличие
распространи
тела.
Таким обра
неокортекса, п
ронительные р
данные. На зв
связи выработ
световые сигра

ражалась в обобщенном движении всего животного, отдергивание раздражаемой конечности отсутствовало.

Попытка образовать у этого кота условный рефлекс на световой раздражитель (лампа 200 вт) окончилась неудачно. Было дано 240 сочетаний и никаких признаков образования временной связи обнаружено не было. Следует отметить, что в этот период работы у животного исчезла ранее выработанная на световой раздражитель пищевая двигательная временная связь. По-видимому, факты исчезновения выработанного условного рефлекса и невозможность образования нового условного рефлекса на световой раздражитель находились в тесной зависимости от происходивших у животного вторичных изменений в оставшемся мозгу, захвативших и зрительные подкорковые центры. Действительно, гистологическое изучение мозга этого кота показало наличие существенных вторичных изменений, распространившихся и на наружные коленчатые тела.

Таким образом, у всех подопытных кошек, лишенных неокортекса, при попытке образовывать условные оборонительные рефлексy были получены положительные данные. На звуковые условные раздражения временные связи вырабатывались, как правило, быстрее, чем на световые сигналы (табл. 2).



Рис. 6. Мозг кота № 14 после удаления коры больших полушарий.

а—слева; б—справа; в—сверху.

Таблица 2

Количество сочетаний, необходимых для образования оборонительного двигательного условного рефлекса у бескорковых кошек

Номер животного	На свет	На метроном
6	92	32
9	91	40
10	Не образовалось	56
14	241	Не вырабатывался

По данным А. А. Волохова (1960), у нормальных кошек условный оборонительный рефлекс на звук образуется через 22—28 сочетаний, упрочение его наступает после 28—32 сочетаний. В этих случаях условный рефлекс выражен локальной, специализированной двигательной реакцией. Приведенные материалы показывают, что у декортицированных кошек, помимо того, что для образования оборонительных рефлексов требуется большее количество сочетаний, общая картина проявления этих рефлексов отличается «диффузностью» и отсутствием специализации двигательного акта.

Пищевые условные рефлексы

Хотя попыток образования у декортицированных животных пищевых условных рефлексов было сделано меньше по сравнению с оборонительными рефлексами, тем не менее в настоящее время можно считать, что и такие рефлексы у них вырабатываются.

Тен Кате и Ван Герк (J. Ten Cate a. van Herk, 1933) проводили опыты на 2 кроликах, у которых, как показало микроскопическое исследование, неокортекс был удален полностью, за исключением небольших кусочков, расположенных в передней части мозга. Авторы легко вырабатывали у этих животных условный рефлекс на звук трубы, при действии которой животные бежали прямой дорогой к месту дачи пищевого подкрепления. У животных обнаруживалась временная связь с местом кормления. Когда экспериментаторы переместили

кормушку в другое место, в первые дни после этого животные при даче условного сигнала бегали к старому месту кормления. У этих животных оказалось возможным образовать временную связь типа условного тормоза. При применении комбинации раздражителей, состоящей из положительного сигнала — тона трубы, и какого-либо другого тона трубы или звонка, которые регулярно не подкреплялись пищей, животные или совсем не подходили в кормушке или подходили, но через большой промежуток времени.

Тен Кате и Ван Герк указывают, что у подопытных бескорковых кроликов удавалось образовывать временные связи на зрительные раздражители. Так была образована временная связь на движение белой чашки, из которой кормились кролики. Как пишут авторы, животные замечали чашку, когда она оказывалась от них на расстоянии 7—8 м. Было отмечено также и то, что у кроликов образовывался условный рефлекс на людей, дающих корм.

Далее Тен Кате (J. Ten Cate, 1934) произвел аналогичное исследование на декортицированных кошках. Животные находились в небольшой клетке, в определенном месте которой после 15—20-секундного изолированного действия условного раздражителя помещалась пища. Условными сигналами в этих опытах являлись звуковые и световые раздражители. У всех 4 подопытных кошек удалось выработать условные рефлексy на звуковые сигналы (электрический звонок, метроном, свисток). Для этого требовалось дать от 50 до 100 сочетаний, после чего только при действии условного сигнала животные направлялись к миске с едой. У кошек отмечалась дифференцировка звонка от метронома и других звуков. Дифференцировку же различных тонов свистка автору получить не удалось ни у одной из своих кошек, точно также не удалось образовать дифференцировку и на интенсивность звука. У 2 бескорковых кошек автор пытался образовать временную связь на сильное освещение электрической лампы, но безрезультатно.

Микроскопические исследования мозга кошек, наблюдаемых Тен Кате, показали, что у одной из них неокортекс был удален полностью, за исключением маленького кусочка, относящегося к прореа. Однако у нее

были повреждены палео- и архикортекс, а также и подкорковые образования. В связи с этим, по-видимому, у этой кошки временные связи и не были так хорошо выражены, как у других. Мозг остальных животных оставался более сохранным; подкорковые образования и старая кора были повреждены значительно меньше, но зато и коркового вещества, относящегося к неокортексу, сохранилось несколько больше. Остатки неокортекса были обнаружены главным образом в передней части мозга.

С. И. Лебединская и И. С. Розенталь (1938) в четыре приема удаляли у собаки кору больших полушарий и наблюдали влияние этих удалений на условные рефлексы. В результате всех экстирпаций, как показало морфологическое исследование Л. Я. Пинеса и И. Ю. Зеликина (1938), кора полушарий (неокортекс) осталась неудаленной лишь в виде небольших участков, значительно просветленных и перерожденных. Хотя для этого исследования использовался метод проводниковой окраски, все же можно сделать вывод, что у этого животного вторичных изменений базальных ганглиев было меньше по сравнению с описанными выше декортицированными собаками. С этим, по-видимому, и связано, что у этой собаки наблюдалось меньше расстройств в высшей нервной деятельности и можно было даже наблюдать проявление условных рефлексов. После последней операции эта собака прожила всего 19 дней. Однако в течение этого времени авторам все же удалось отметить сохранение слюнных условных рефлексов на обонятельные раздражители (камфара, мясо-сухарный порошок). Условные рефлексы на звук, свет, касалку — в короткий период жизни животного после операции не наблюдались.

Загер с сотрудниками (1960) показали, что у собаки с двусторонне экстирпированным неокортексом путем обычного сочетания звукового раздражения с пищевым подкреплением можно образовать условный пищевой рефлекс. После 134 сочетаний авторы отмечали у животного при действии условного сигнала высовывание языка и выделение 4—7 капель слюнной секреции. Безусловная секреция равнялась 10—12 каплям. Этот выработанный рефлекс угасался после 5—10 не-подкреплений звукового раздражения.

Особенности
учение и деятель-
гательных врем
связей у декорт
ванных кошек
водилось нами в
шой застекленн
ке площадью
75 см и высотой
до 2 м. В этих
виях эксперимен
ные животные и
возможность сво
передвигаться по
клетке. На рис. 7
ден план этой кл
В левом заднем
клетки находилас
жанка животного
углу — место для
помощью блока б
шнуре миска с пи
В качестве усло
звонок, метроном
(100 вт). Звуковые
ки животного, эле
середине клетки, н
разование пищево
производилось след
тель включался то
лось вне движений
разжителя кормушк
вотное начинало с
кошка не начинала
условного сигнала
мушке не подходи
ловного сигнала
посредством под
подкрепления кор
клетки. Условный
в течение первых
тервалы времени
различными, но о

Образование и изучение пищевых двигательных временных связей у декортицированных кошек производилось нами в большой застекленной клетке площадью 200×75 см и высотой около 2 м. В этих условиях экспериментальные животные имели возможность свободно передвигаться по всей клетке. На рис. 7 виден план этой клетки. В левом заднем углу клетки находилась лежанка животного высотой 8 см. В правом переднем углу — место для кормушки. Сюда, с высоты 1,5 м, с помощью блока бесшумно спускалась подвешенная на шнуре миска с пищей.

В качестве условных раздражителей использовались звонок, метроном и свет от электрической лампы (100 вт). Звуковые раздражители находились вне клетки животного, электрическая лампа была подвешена в середине клетки, на расстоянии 65—70 см от пола. Образование пищевых двигательных временных связей производилось следующим образом: условный раздражитель включался только тогда, когда животное находилось вне движений. После включения условного раздражителя кормушка опускалась на пол как только животное начинало совершать свои движения; если же кошка не начинала ходить по клетке во время действия условного сигнала или же при своих движениях к кормушке не подходила, то через 30 секунд действия условного сигнала кормушка с пищей подставлялась непосредственно под морду животного. После пищевого подкрепления кормушка вновь поднималась к потолку клетки. Условный раздражитель продолжал действовать в течение первых 10 секунд пищевого подкрепления. Интервалы времени между отдельными сочетаниями были различными, но они не были меньше 5—6 минут. В день

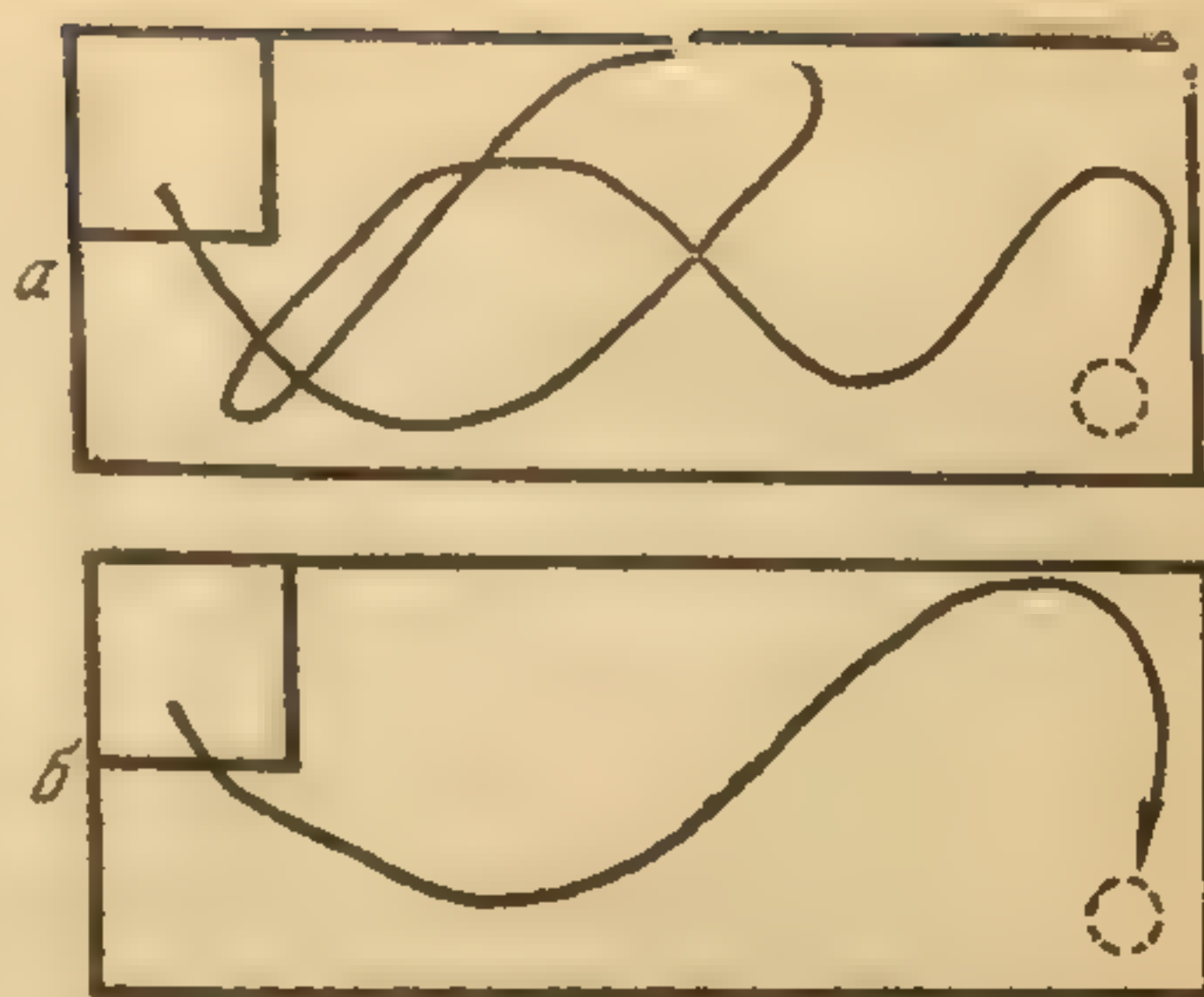


Рис 7. Путь к кормушке, совершаемый декортицированной кошкой при действии условного раздражителя.

a — в начальный период образования условного рефлекса; *b* — на более поздних стадиях работы.





Рис. 8. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 6.
 а - кадр заснят до начала действия условного раздражителя (метроном); б, в, г, д, е, ж — кадры засняты во время действия условного раздражителя; з — кадр относится к периоду пищевого подкрепления.

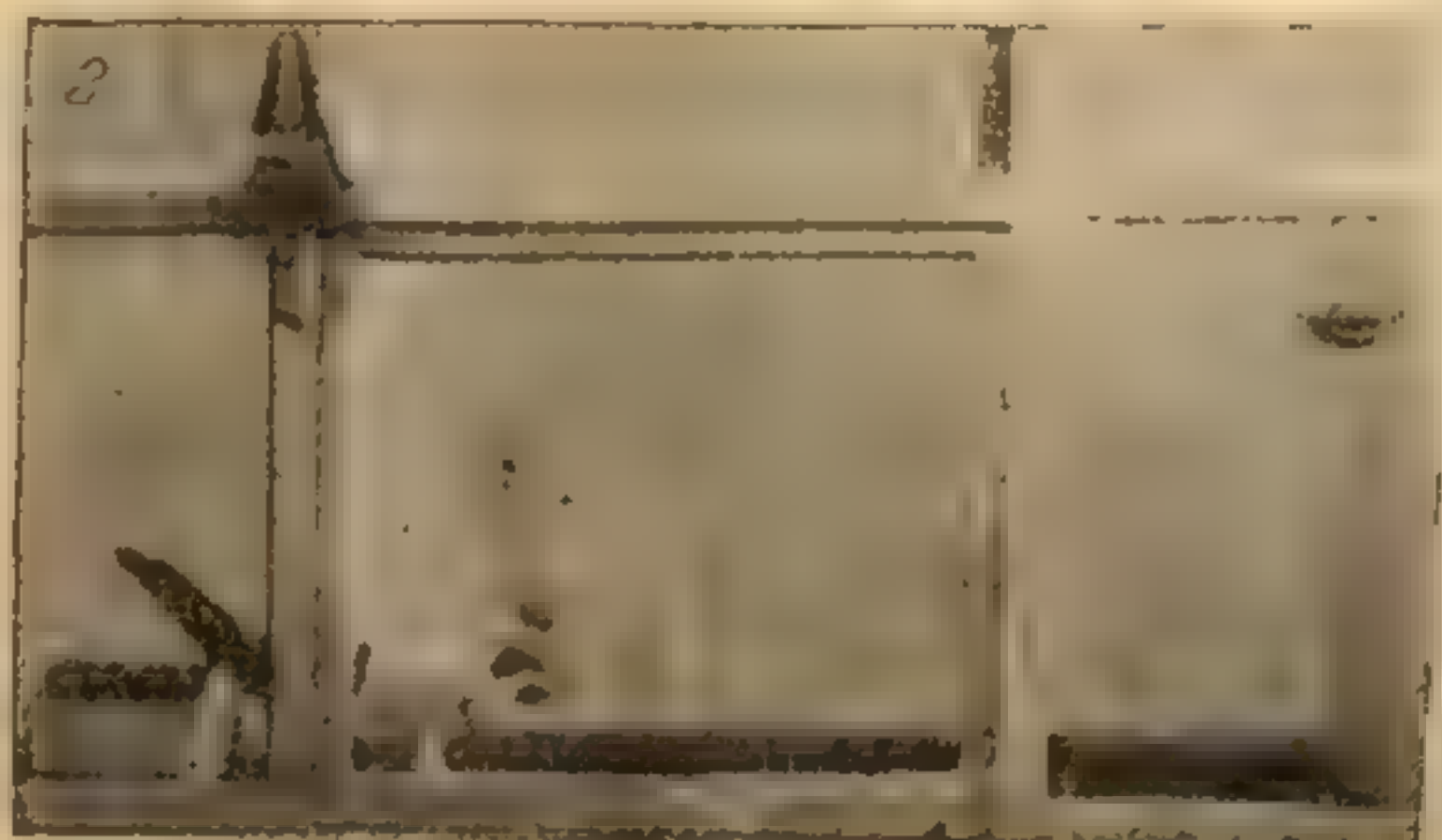


Рис. 8. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 6.
 а — кадр заснят до начала действия условного раздражителя (метроном); б, в, г, д, е, ж — кадры засняты во время действия условного раздражителя; з — кадр относится к периоду пищевого подкрепления.

давалось 4—10 сочетаний. Пищевые двигательные условные рефлексы вырабатывались у 4 кошек, лишенных коры больших полушарий. У двух из них (№ 6, 9) до этих опытов были уже образованы оборонительные условные рефлексы, у двух других (№ 4, 14) ранее условных рефлексов не вырабатывалось.

Кот № 6. Условным раздражителем служил звонок, расположенный вблизи клетки в противоположной стороне от места спуска кормушки. В первые дни опытов кот не реагировал на звонок или проявлял ориентировочную реакцию. При действии условного сигнала животное не подходило к кормушке и последняя ему подставлялась под морду. Лишь редко кот при своих движениях наталкивался на кормушку.

Первые признаки образования временной связи были отмечены на 4-й день работы при 25-м раздражении от начала опытов. До включения условного раздражителя кот находился на лежанке. При звуке звонка сошел с лежанки (латентный период 9 секунд) и подошел к кормушке через 17 секунд.

На 6-й день опытов временная пищевая двигательная связь отмечалась в отчетливой форме уже при каждом применении условного раздражителя. После начала его действия, через 2—8 секунд, кот спускался с лежанки и начинал быстро ходить по клетке. При этом он мяукал, производил нюхательные движения и иногда облизывался. К кормушке кот подходил за интервал, меньший чем 30 секунд, после начала двигательной реакции.

Последующая тренировка существенно не изменила примитивного проявления временной связи, однако следует отметить, что спустя 50—60 сочетаний латентный период сократился до 1—2 секунд, а время, в течение которого животное достигало кормушки, до 2—5 секунд. Хотя и теперь кот при действии условного сигнала ходил по всей площади клетки, но движения его все же преимущественно происходили в той половине клетки, в которой опускалась кормушка. Кот № 6, как и другие бескорковые кошки, не останавливался, как это делают нормальные животные, у места спуска кормушки и если ее там не было, то сразу же отходил от этого места. На рис. 7 показаны пути, которые совершал кот № 6 в клетке при достижении кормушки.

В ходе работы по
ле образования п
условный рефлекс
развивался гораз
временная связь
10 сочетаний ново
креплением. На пр
двигательная реак
го раздражителя. С
ти кратчайшим пу
идет, соприкасаясь
куда опускается ко
У другого беско
щевой рефлекс вы
6-й день опытов п
25 сочетаний, при
вое возбуждение, п
дуть по клетке, мя
наблюдалось то же
рез 26 секунд после
го при действии ме
такого поведения. С
пищевая двигатель
В первое время
мостоятельно подхо
ше всего выражал
пищевом возбужден
условный рефлекс
рованным. После 40
нении метронома ко
искать пищу и подх
Латентный перио
ловного раздражите
ции) постепенно сок
образования времен
ся 7—24 секундам,
разования временн
тился до 2—3 секун
щалось и время, в
кормушки. Так, в
временной связи
10—30 секунд, чер
это уже за 4—10 с

В ходе работы с этим животным оказалось, что после образования пищевой временной связи на звонок условный рефлекс на другой звуковой раздражитель образовывался гораздо легче и скорее. Так, на звук M_{200} временная связь у кота № 6 проявилась уже через 10 сочетаний нового раздражителя с пищевым подкреплением. На приводимой кинограмме (рис. 8) видна двигательная реакция животного при действии условного раздражителя. Оно подходит к месту кормления почти кратчайшим путем; спускаясь с лежанки, животное идет, соприкасаясь с передней стенкой клетки, в угол, куда опускается кормушка с пищей.

У другого бескоркового кота № 9 двигательный пищевой рефлекс вырабатывался сразу на звук M_{200} . На 6-й день опытов после того, когда всего было дано 25 сочетаний, при звуке метронома кот проявил пищевое возбуждение, поднялся на лапы, начал быстро ходить по клетке, мяукать. При следующем раздражении наблюдалось то же самое. Он подошел к кормушке через 26 секунд после начала действия метронома. До этого при действии метронома у кота № 9 не наблюдалось такого поведения. Отсюда вывод: у кота образовалась пищевая двигательная временная связь.

В первое время кот только в единичных случаях самостоятельно подходил к месту кормушки. Реакция чаще всего выражалась лишь в общем двигательном пищевом возбуждении. Однако при дальнейшей работе условный рефлекс у животного стал более специализированным. После 40 сочетаний уже при каждом применении метронома кот начинал быстро ходить по клетке, искать пищу и подходить к кормушке.

Латентный период (время от начала действия условного раздражителя до начала двигательной реакции) постепенно сокращался. Если в первые дни после образования временной связи латентный период равнялся 7—24 секундам, то через 20—25 сочетаний после образования временной связи латентный период сократился до 2—3 секунд. Вместе с этим постепенно сокращалось и время, в течение которого кошка достигала кормушки. Так, в первый период после установления временной связи животное подходило к кормушке за 10—30 секунд, через 20—30 секунд оно проделывало это уже за 4—10 секунд.

Для иллюстрации сказанного выше приводим протокол опыта, относящегося к 16-му дню работы с данным условным рефлексом.

Кот № 9 22/III 1948 г. Условный раздражитель — M_{200} безусловный — пища.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя в данном опыте	Место нахождения кошки до начала действия условного раздражителя	Латентный период (в секундах)	Время от начала двигательной реакции до момента подхода к кормушке (в секундах)
13.30	92	1	В левой части	3	7
13.38	93	2	Там же	2	10
13.45	94	3	Там же	2	6
13.50	95	4	Там же	2	4
14.00	96	5	Там же	2	8
14.10	97	6	Там же	2	4

В дальнейшем как у кота № 9, так и у кота № 6 были образованы пищевые двигательные рефлексy на световой раздражитель (электрическая лампа).

Кот № 14. Пищевой условный рефлекс на M_{200} был первым условным рефлексом, который вырабатывался у данного кота. Условия и методика опытов были такими же, как при работе с описанными выше животными.

В первые дни опытов кот при звуке метронома проявлял лишь ориентировочную реакцию, к кормушке не подходил и ее приходилось подносить непосредственно под морду кота. На 5-й день, на 45-м применении условного сигнала от начала этих опытов была отмечена условнорефлекторная реакция; кот начал ходить по клетке, нюхать. Через 20 секунд от начала действия условного сигнала он подошел к кормушке. В этот и последующие опытные дни четко выраженная условная пищевая реакция чередовалась с отсутствием ее. В отличие от других наших декортицированных котов № 14 хуже ориентировался в клетке. Это можно было видеть хотя бы из того, что животному, проявлявшему условную двигательную пищевую реакцию, часто не удавалось в течение первых 30 секунд подходить к кормушке. Правда, тогда, когда действие условного раздражителя удлинялось до 1—2 минут, самостоятельно подходить к кормушке ему удавалось значительно чаще.

С течением времени...
После проведения...
или менее регу...
времени меньший...
латентный период...
проявляться при...
Кроме этого у...
образован условн...
(электрическая ла...
ментальной клетк...
В течение первых...
ния временной св...
день после 40 со...
изолированного д...
рез 3 секунды по...
быстро ходить по...
сту кормушки. По...
день еще в двух...
дни временная св...
лась, и животное...
щевой двигательн...
условной реакции...
звуковой раздраж...
период при светов...
шим (1,2—1,8 сек...
при звуковом разд...
т. е. их быстрота, и...
Приводим прото...
Кот № 14 26/III...
стый свет от электр...
безусловный — пища.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя
11.40		
11.51	60	
12.15	61	
12.34	62	
12.45	62	
	64	

С течением времени у кота отмечалось определенное совершенствование выработанного пищевого рефлекса. После проведенных 100—120 сочетаний он уже более или менее регулярно достигал кормушки за период времени меньший, чем 30 секунд. Сократился также латентный период. Временная связь укрепилась и стала проявляться при каждом применении метронома.

Кроме этого условного рефлекса, у кота № 14 был образован условный рефлекс на световой раздражитель (электрическая лампа 100 вт, подвешенная в экспериментальной клетке, вспыхивающая 60 раз в минуту). В течение первых 7 дней работы признаков установления временной связи отмечено не было. Лишь на 8-й день после 40 сочетаний от начала опытов во время изолированного действия светового раздражителя, через 3 секунды после начала его действия, кот начал быстро ходить по клетке и за 15 секунд подошел к месту кормушки. Подобный эффект был отмечен в этот день еще в двух из трех раздражений. В последующие дни временная связь на световое раздражение укрепились, и животное, как правило, отвечало активной пищевой двигательной реакцией. Внешнее проявление этой условной реакции резко не отличалось от таковой на звуковой раздражитель. Отметим лишь, что латентный период при световом раздражении был несколько большим (1,2—1,8 секунды вместо 0,8—1,0 секунды), чем при звуковом раздражении, а интенсивность движений, т. е. их быстрота, несколько меньшей.

Приводим протокол одного из опытов со световым раздражителем.

Кот № 14 26/III 1949 г. Условный раздражитель — прерывистый свет от электрической лампы (100 вт, 60 вспышек в минуту), безусловный — пища.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя в данном опыте	Место нахождения кошки до начала действия условного раздражителя	Латентный период (в секундах)	Время от начала двигательной реакции до момента подхода к кормушке (в секундах)
11.40	60	1	В левой половине	1,8	5
11.51	61	2	Там же	1,8	8
12.15	62	3	Там же	1,4	14
12.34	62	4	Там же	1,4	14
12.45	64	5	Там же	1,2	6

Кот № 4. Образование временных связей началось через 1½ месяца после удаления коры второго (левого) полушария. Сначала у кошки образовывался условный рефлекс на свет, на вспыхивание электрической лампы. Он установился после 65 примененных сочетаний, а затем временная связь была выработана и на М₂₀₀. Этот условный рефлекс образовался через 25 сочетаний. Кот необычайно живо реагировал на условный раздражитель. Движения его по клетке почти переходили в бег, однако они были настолько беспорядочными, что животное достигало кормушки не только быстрее, чем другие бескорковые кошки, но даже несколько медленнее. Процесс выработки временных связей у кота существенно не отличался от образования подобных связей, описанных у других кошек.

Итак, у всех подопытных декортицированных кошек оказалось возможным установить временные связи как на звуковые, так и на световые условные раздражители. Эти двигательные условные рефлексy у декортицированных кошек образовывались после 25—120 сочетаний. У нормальных кошек подобные условнорефлекторные подходы (побежки) к месту кормушки образуются скорее, не более чем после 10 сочетаний (Ц. Н. Дедабришвили, 1947; собственные наблюдения). В процессе тренировки декортицированных животных выработанные условные рефлексy достигали некоторого совершенства в отношении скорости подхода животных к кормушке. Однако, конечно, двигательная условная реакция у этих кошек могла идти только в грубое сравнение с подобными пищевыми двигательными условными рефлексами у нормальных животных, которые отличаются не только более скорым образованием, но и большей приспособленностью к окружающей их обстановке в целом (табл. 3).

В последнее время М. А. Нуцубидзе и Ц. А. Орджоникидзе (1959а и б) в лаборатории, руководимой И. С. Беритовым, с положительным результатом выработывали двигательные пищевые рефлексy у кошек, лишенных неокортекса, в условиях эксперимента, близких к нашим. Оперированные ими животные ходили при даче условных сигналов (звук, свет) к кормушке, располагавшейся на расстоянии 1—2 м. от клетки, где они находились. Рефлексy выработывались после несколь-

ко кошки не
для кошки не
разз похити
го легко образу
тате чего животн
подходить к кормушке

Количество с
образования пи
связи

№ животного

6
9
11
4

В отличие от наших
тренировки у бескорк
тивные условные р
М. А. Нуцубидзе и Ц.
лексов получить не уд
следователей условный
кормушки, в результат
устанавливалась време
или свет, но и на место
лей. Этим и объясняет
перемещении источник
гое место животные на
этому источнику. Как в
опытов, в которых усл
лись не у кормушки
клетки, условный рефле
ки — образовывался вне
ния источника условног

ких десятков сочетаний. Авторы обнаружили, что если этих кошек во время еды из кормушки один или два раза подвергнуть болевому раздражению, то после этого легко образуется отрицательная реакция, в результате чего животные на пищевой сигнал прекращают подходить к кормушке.

Таблица 3

Количество сочетаний, необходимых для образования пищевой двигательной временной связи у бескорковых кошек

№ животного	На свет	На метроном
6	120	25 (на звонок)
9	30	25
14	40	45
4	65	25

В отличие от наших опытов, в которых в процессе тренировки у бескорковых кошек образованные примитивные условные рефлексы прочно закреплялись, М. А. Нуцубидзе и Ц. А. Орджоникидзе прочных рефлексов получить не удалось. В экспериментах этих исследователей условный сигнал располагался вблизи кормушки, в результате чего у подопытных животных устанавливалась временная связь не только на звук или свет, но и на место расположения этих раздражителей. Этим и объясняется, очевидно, тот факт, что при перемещении источников условного раздражения в другое место животные направлялись не к кормушке, а к этому источнику. Как видно из описанных выше наших опытов, в которых условные раздражители располагались не у кормушки и даже вне экспериментальной клетки, условный рефлекс — хождение к месту кормушки — образовывался вне зависимости от местонахождения источника условного раздражения.

ОРИЕНТАЦИЯ В ПРОСТРАНСТВЕ БЕСКОРКОВЫХ ЖИВОТНЫХ

Вопрос о поведении животных и значении в этом пространственного фактора занимает в высшей нервной деятельности специальное место и в последние годы интенсивно разрабатывается рядом ученых (П. С. Купалов, И. С. Беритов и др.). Исследования нервной деятельности животных, находящихся в условиях свободного передвижения, показали большое значение пространственного фактора. «Легко понять значение пространственного фактора,— пишет П. С. Купалов (1946), в пространстве протекает вся двигательная деятельность животного. В пространстве находится само животное, пища и условные агенты. Естественно, что отрезки пространства не остаются нейтральными, а сейчас же становятся положительными или отрицательными отрезками пространства».

Работами П. С. Купалова и его сотрудников (П. С. Купалов, 1946; В. В. Яковлева, 1951; И. А. Алексеева, 1953, и др.), вскрывшими связь условнорефлекторной деятельности животных с определенной ситуацией, т. е. местом нахождения животного, расположения в пространстве различных раздражителей, были обнаружены новые формы условных рефлексов, детерминированные пространственными факторами и названные ситуационными условными рефлексами. Не может вызывать сомнений, что ситуационные условные рефлексы играют исключительно важную роль в поведении животных. Конечно, они имеют значение не только в деятельности высших животных, но и животных с менее развитой нервной системой. Следует полагать, что про-

изошли они из пространственных элементарных действий. Изучая первичные действия больших полушарий, указывающие на пространственный фактор, тельной условнорефлекторной ориентации. Признаки ориентации внешней обстановке могут с образованием в эксперименте рефлексов. Так, оказавшись в условиях сигналов животной беспорядочную деятельность в течение времени стали допускать подходить к корму в углу экспериментальной клетки декортицированных животных, как обычно, слеза и приближалось к корму. После подкрепления лежанку.

Об ориентации декортицированных животных в пространстве говорят и наблюдения в помещении, где они живут. Здесь кошки всегда спали в той же комнате, в которой для них был установлен корм. При звуках, связанных с кормлением или экспериментом, голодные, всегда сходили в тот угол клетки, где они кормились. В поведении декортицированных животных известную роль играют также условия среды. При помещении в новую обстановку одна процедура подготовки к кормлению у кошек оборачивалась в прижимание к полу. Прикармливание декортицированных кошек кормом вызывало у них условные рефлексы. Та-

изошли они из простых форм поведения, осуществляемых элементарно организованной нервной системой.

Изучая нервную деятельность кошек, лишенных коры больших полушарий (неокортекса), мы наблюдали явления, указывающие на определенное значение пространственного фактора даже в их элементарной двигательной условнорефлекторной деятельности.

Признаки ориентации декортицированных кошек во внешней обстановке можно было уже видеть из опытов с образованием в экспериментальной клетке пищевых рефлексов. Так, оказалось, что при действии пищевых условных сигналов животные проявляли не только общую беспорядочную двигательную реакцию, но с течением времени стали довольно быстро и более коротким путем подходить к кормушке, располагавшейся в правом углу экспериментальной клетки. Интересным было поведение декортицированного кота № 6. Это животное всегда между применяемыми сочетаниями располагалось на мягкой лежанке, находящейся в заднем углу клетки. При включении условного раздражителя животное, как обычно, слезало с этой лежанки, начинало ходить и приближалось к месту, где спускалась кормушка. После подкрепления кошка вновь возвращалась на лежанку.

Об ориентации декортицированных кошек в пространстве говорят и наблюдения за поведением животных в помещении, где они находились, будучи вне опыта. Здесь кошки всегда спали в одном и том же углу клетки, в которой для них была устроена мягкая лежанка. При звуках, связанных с хождением в эту клетку служителя или экспериментатора, животные, когда были голодны, всегда сходили с этой лежанки и шли именно в тот угол клетки, где они обычно получали пищу.

В поведении декортицированных животных, несомненно, известную роль играют факторы окружающей среды. При помещении кошек в клетку, где у них вырабатывались оборонительные временные связи, уже одна процедура подготовки к опыту вызывала возникновение у кошек оборонительной реакции (рычание и шипение, прижимание к полу клетки). Аналогичную картину мы видели и в опытах с образованием у декортицированных кошек сердечных и дыхательных условных рефлексов: Тахикардия или брадикардия, а так-



Рис. 9. План клетки в опытах с проходом (см. текст).

В переднем правом углу — место кормушки и, в заднем левом углу — место для лежания.

же соответствующие изменения дыхания происходили у кошек уже во время подготовки к опыту в зависимости от того, какие изменения сердечной и дыхательной деятельности вызывались ранее в данных условиях.

Выяснилось, что один и тот же раздражитель для одного и того же бескоркового животного может являться и оборонительным и пищевым условным сигналом, в зависимости от окружающей обстановки, в которой вырабатывались условные рефлексы. Так, если оборонительный рефлекс на метроном образовывался в небольшой по размеру клетке, а пищевой, на тот же метроном — в другой большой, экспериментальной клетке, то этот сигнал в различной окружающей среде животного вызывал и различные по своему характеру условные двигательные реакции. Таким образом, так называемое явление переключения может осуществиться в мозговых структурах, расположенных ниже неокортекса.

С целью изучения возможностей декортицированных кошек ориентироваться в окружающей среде и устанавливать с ней временные связи, мы производили специальные эксперименты (Н. Ю. Беленков, 1954, 1959). Эти опыты проходили в той же экспериментальной клетке, в которой были образованы у животных пищевые условные рефлексы. Но теперь обстановка в ней была изменена, и для достижения кормушки с пищей животному требовалось преодолеть определенное препятствие, установленное в клетке. Большинство из этих опытов было сделано с установленным в клетке проходом (рис. 9). Стенки прохода складывались из кирпичей, поставленных в высоту в два или три ряда. Эта стенка отгораживала одну часть клетки от другой. Высота ее (24—36 см) была такой, что бескорковые кошки через нее обычно не перелезали. В одном участке стенки делался разрыв на протяжении 16—18 см, он служил началом прохода, который заканчивался тупиком, где и происходило подкрепление животных пищей. Кирпичи

в качестве материала для установки прохода были избраны не только потому, что с их помощью можно быстро разбирать и изменять перегородку, но и потому, что этот материал в меньшей степени, чем какой-либо другой, мог служить источником обонятельных раздражений животного.

Итак, для получения пищи при действии условного сигнала животному необходимо было попасть в проход, ведущий к кормушке. Опыты были проведены на 5 декортицированных кошках и начинались только тогда, когда у каждого животного был в значительной степени укреплен двигательный пищевой условный рефлекс в клетке без установленного в ней прохода.

Кот № 6. Образование двигательного акта, связанного с попаданием в проход, происходило с использованием условного сигнала — электрического звонка. В предыдущих опытах у этого кота в этой же клетке, но без установленного в ней прохода был выработан на звонок двигательный пищевой условный рефлекс. В новых условиях звонок также вызывал двигательную пищевую реакцию, но в проход, ведущий к пище, животное не попадало. Движения ограничивались беспорядочным хождением по части клетки, отгороженной от места спуска кормушки.

Для образования более сложного двигательного акта приходилось активно вмешиваться в двигательную активность животного. В течение $1\frac{1}{2}$ —2 минут изолированного действия условного раздражителя, по возможности меньше касаясь животного деревянной палочкой или рукой, мы направляли его движения в проход. При попадании в проход кормушка спускалась и животное уже самостоятельно подходило к последней. Через 7 дней работы, спустя 55 сочетаний, при действии звонка кот начинал иногда самостоятельно попадать в проход, а спустя еще 11 дней, после 109 сочетаний, он попадал в проход уже при каждом включении условного сигнала. Постепенно сокращалось и время от начала условного раздражения до момента попадания животного в проход. Если сначала этот интервал часто превышал одну минуту, то затем он сократился до 5 секунд и меньше.

У этого кота, в этой же клетке до описываемых здесь опытов с проходом, был образован условный

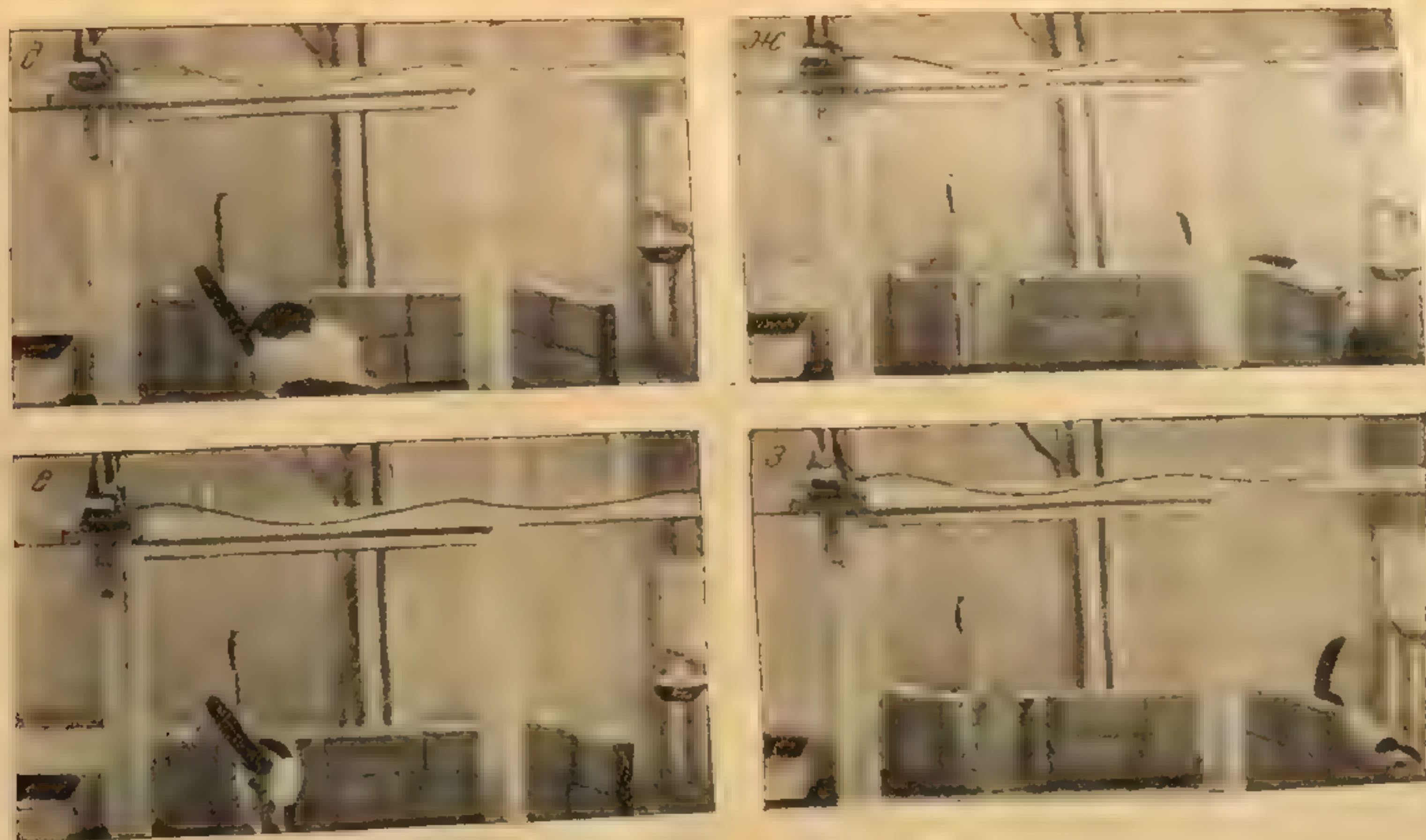


Рис. 10. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 6.
 а—кадр заснят до включения условного сигнала (метроном); б, в, д, е, ж—кадры, заснятые во время действия метро-
 нома, показывают условную двигательную реакцию и попадание животного в проход; з—кадр относится к периоду пище-
 вого подкрепления.



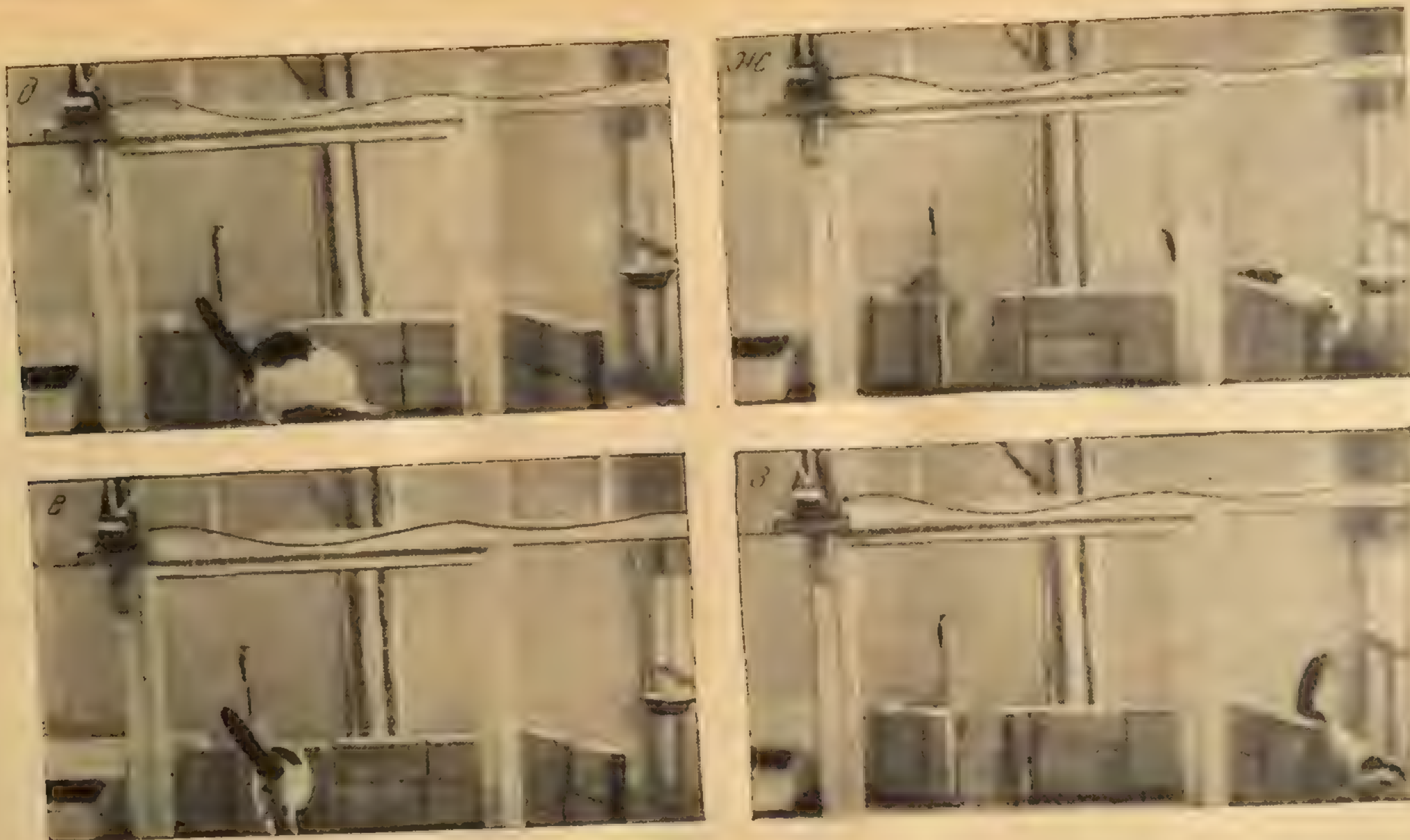


Рис. 10. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 6.
 а—кадр заснят до включения условного сигнала (метроном); в, г, д, е, ж—кадры, заснятые во время действия метро-
 нома, показывают условную двигательную реакцию и попадание животного в проход; з—кадр относится к периоду пище-
 вого подкрепления.

двигательный пищевой рефлекс на звук M_{200} . В новой обстановке метроном стал сразу же вызывать такую же двигательную реакцию, какая была выработана в этих условиях на звонок, т. е. при первом же применении метронома животное направилось в проход. На рис. 10 представлены кадры кинограммы двигательной пищевой реакции декортицированного кота на звук ударов метронома в опытах с проходом.

Описываемая двигательная реакция декортицированного животного была использована для образования временной связи с действием светового условного раздражителя (электрическая лампа 100 вт). Так как у кота № 6 до этих опытов свет никогда не связывался во временную связь с пищевой двигательной реакцией, с целью образования этой условной двигательной реакции мы применили раздражение светом в последовательном комплексе со звонком. Звонок служит пусковым сигналом для пищевой двигательной реакции и основой для установления временной связи со световым раздражителем. Такой способ образования новых временных связей возможен и у нормальных животных. К. М. Быков (1926), а затем и другие авторы показали, что если слабый раздражитель включен в последовательный комплекс раздражителей, то он способен, будучи применен изолированно, вызывать условнорефлекторный ответ.

Раздражения давались в следующем порядке: сначала в течение 15 секунд действовал мигающий свет, а затем к нему присоединялось действие звонка. В начале опытов световой сигнал, с которого начиналось раздражение, не вызывал каких-либо признаков пищевой двигательной реакции, и только при присоединении к последнему звонка реакция отчетливо проявлялась, завершаясь попаданием кота в проход. Подобная картина наблюдалась в течение первых 20 опытных дней. На 21-й день, при 100-м применении света в комбинации со звонком были отмечены первые признаки установления пищевого условного рефлекса на световое раздражение. В этом случае при включении света животное начало ходить по клетке и спустя 10 секунд попало в проход, а затем и к кормушке. Сначала свет вызывал такую двигательную реакцию не регулярно, однако после 120 применений света со звонком животное уже во

время как кот не
до в фазе, а
отказаться от
и считать, что
на световое раз
водим протокол
выше условнореф

Кот № 6 5/II 1947
электрической лампы
находящаяся в конце

Время	Порядковый номер приме- нения услов- ного раздра- жителя
15.44	151
15.52	152
16.00	153
16.20	154
16.29	155

Работая с котом
риментальной клет
же конфигурации и
с котом № 6, и если
кормушка с пищей,
вотное часто перел
стать пищу. Мы
двигательную реак
барьер, в условную
звуки M_{200} . Напом
сформирован пищевой
раздражитель, но
прохода.

Первые опыты
действию метроно
шевую двигательн
раздражителя в те
клетки, как обычн
кормушка. Живот
через перегородку
зом, выработка у

время каждого изолированного действия света попадало в проход, ведущий к кормушке. Тогда мы смогли отказаться от сопутствующего звукового раздражения и считать, что данный двигательный условный рефлекс на световое раздражение был прочно установлен. Приводим протокол опыта, иллюстрирующий описанный выше условнорефлекторный двигательный акт.

Кот № 6 5/II 1947 г. Условный раздражитель — свет (мигание электрической лампы 100 вт), безусловный раздражитель — пища, находящаяся в конце прохода.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя в данном опыте	Латентный период (в секундах)	Время от момента начала двигательной условной реакции до попадания животного в проход (в секундах)
15.44	151	1	2	5
15.52	152	2	2	6
16.00	153	3	3	5
16.20	154	4	5	10
16.29	155	5	3	8

Работая с котом № 9 мы заметили, что если в экспериментальной клетке установлена перегородка такой же конфигурации и высоты, как в описанных опытах с котом № 6, и если в отгороженной ее части находится кормушка с пищей, то привлекаемое запахом пищи животное часто перелезало через перегородку, чтобы достать пищу. Мы превратили подобную безусловную двигательную реакцию, связанную с перелезанием через барьер, в условную. Условным раздражением являлись звуки M_{200} . Напомним, что ранее у этого кота был образован пищевой двигательный рефлекс на этот же раздражитель, но в клетке без установленного в ней прохода.

Первые опыты протекали следующим образом: при действии метронома животное проявляло активную пищевую двигательную реакцию; после действия условного раздражителя в течении 30 секунд в отгороженную часть клетки, как обычно, в правый передний угол, опускалась кормушка. Животное под влиянием запаха перелезало через перегородку, попадая прямо к пище. Таким образом, выработка условной двигательной реакции проис-

ходила без какого-либо активного вмешательства в двигательную активность животного. На 8-й день опытов в одном случае кот перелез через перегородку только при действии одного условного раздражения. Это было 24-е применение условного сигнала от начала данной серии опытов. Со следующего дня перелезание животного через перегородку при изолированном действии метронома было уже более или менее регулярным, а через несколько дней оно отмечалось при каждом включении метронома.

После этих экспериментов мы перешли к образованию у этого кота условного рефлекса — попаданию в проход, ведущему к кормушке. Условным раздражителем являлся тот же M_{200} . Для того чтобы не могло осуществляться выработанное при действии метронома перелезание через перегородку, ее пришлось сделать выше (36 см). Эта серия опытов представляет интерес не только с точки зрения возможности образования у бескоркового кота довольно сложной условной двигательной реакции, но и с точки зрения возможности переделки у него одной поведенческой реакции на другую.

В начале описываемых опытов звук метронома во всех случаях вызывал у животного активную двигательную пищевую реакцию, во время которой оно пыталось перелезть через перегородку, но поскольку это выполнить не удавалось кот оставался в отгороженной части клетки. Для того чтобы кот попадал в проход, экспериментатору приходилось, слегка прикасаясь к нему, направлять его движения. Как только животное оказывалось в проходе, оно самостоятельно подходило к спущенной кормушке. Через 43 сочетания, на 8-й день работы, кот впервые без посторонней помощи при одном действии метронома попал в проход. А еще через 2 опытных дня это совершалось уже при каждом применении метронома. Как правило, на попадание в проход затрачивалось менее 15 секунд от начала действия условного сигнала.

Следует отметить, что попытки к перелезанию через перегородку полностью не исчезли и тогда, когда у животного для достижения пищи выработалась новая двигательная реакция, связанная с попаданием в проход. Этот факт иллюстрирует большую инертность и малую подвижность нервных процессов, что вообще характерно

Эта же реакция, которая
залась что если кот
ных и если кот
образующая его стимул
меняющаяся смена
ловного сигнала, кот
стенку клетки в проход
Далее у кота № 9
гательная выработка
также выработалась
экспериментатора, кото
включении света в прох
6-й день работы, после
отмечены первые призна
менной связи. В этот де
сигнала в двух случаях
шла в проход. В послед
ция укрепились и живот
световом раздражении
взя на это, как правило
(рис. 11).

У двух других деко
4) также успешно с
секторное попадание в п
е. Однако в отличие от
данный обстановочный р
гулярно и, кроме того, в
на попадание в проход,
действии условных сигна
гательным возбуждением
двигался в отгороженно
этого попасть в проход
тах со световым раздра
дать в проход после про
нако больше 50% по
раздражений в опыте на
ных случаях в течение
ствия света отмечалось
тельное возбуждение.
У кота № 14 (препа
зало гистологическое
оказались значительны
первичные изменения

для животных, лишенных неокортекса. Интересным оказалось, что если после образования у декортицированных кошек условного рефлекса на попадание в проход, образующая его стенка удалялась, то, несмотря на изменившуюся обстановку, животные, при действии условного сигнала, наталкивались на заднюю сплошную стенку клетки в поисках входа в проход.

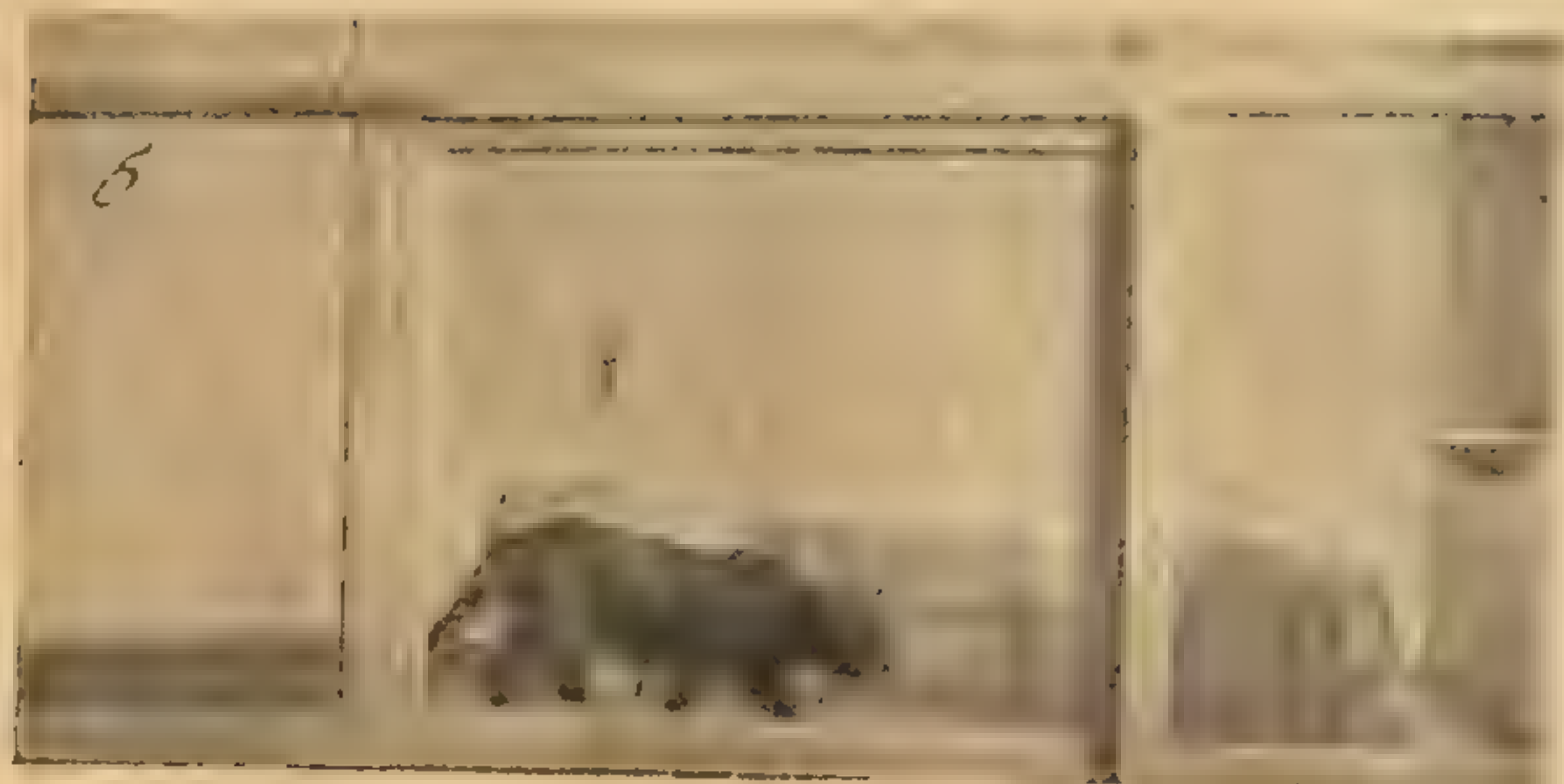
Далее у кота № 9 была выработана такая же двигательная временная связь на мигающий свет. Она также вырабатывалась при активном вмешательстве экспериментатора, который направлял животное при включении света в проход, ведущий к кормушке. На 6-й день работы, после 30 примененных сочетаний были отмечены первые признаки образовавшейся новой временной связи. В этот день из 5 применений светового сигнала в двух случаях кошка самостоятельно прошла в проход. В последующем эта условная реакция укрепилась и животное уже при каждом условном световом раздражении попадало в проход, затрачивая на это, как правило, не менее 15—20 секунд (рис. 11).

У двух других декортицированных кошек (№ 4, 14) также успешно было выработано условнорефлекторное попадание в проход, расположенный в клетке. Однако в отличие от первых, у этих двух животных данный обстановочный рефлекс проявлялся не так регулярно и, кроме того, время, затрачиваемое кошками на попадание в проход, было бóльшим. Кот № 4 при действии условных сигналов отвечал интенсивным двигательным возбуждением, быстро и беспорядочно перемещался в отгороженной части клетки и вследствие этого попасть в проход ему было очень трудно. В опытах со световым раздражителем животное стало попадать в проход после произведенных 105 сочетаний, однако больше 50% попаданий из общего количества раздражений в опыте наблюдать не удалось. В остальных случаях в течение 30 секунд изолированного действия света отмечалось лишь общее условное двигательное возбуждение.

У кота № 14 (препарат мозга на рис. 6), как показало гистологическое исследование оставшегося мозга, оказались значительные не только вторичные, но и первичные изменения в подкорковых образованиях, а



Рис. 11. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 9.
 а—кадр заснят до включения условного сигнала (прерывистый свет электрической лампы); б, в, г, д, е, ж—кадры, заснятые во время действия условного сигнала, показывают условную двигательную реакцию и попадание животного в проход;
 з—кадр относится к периоду пищевого подкрепления.



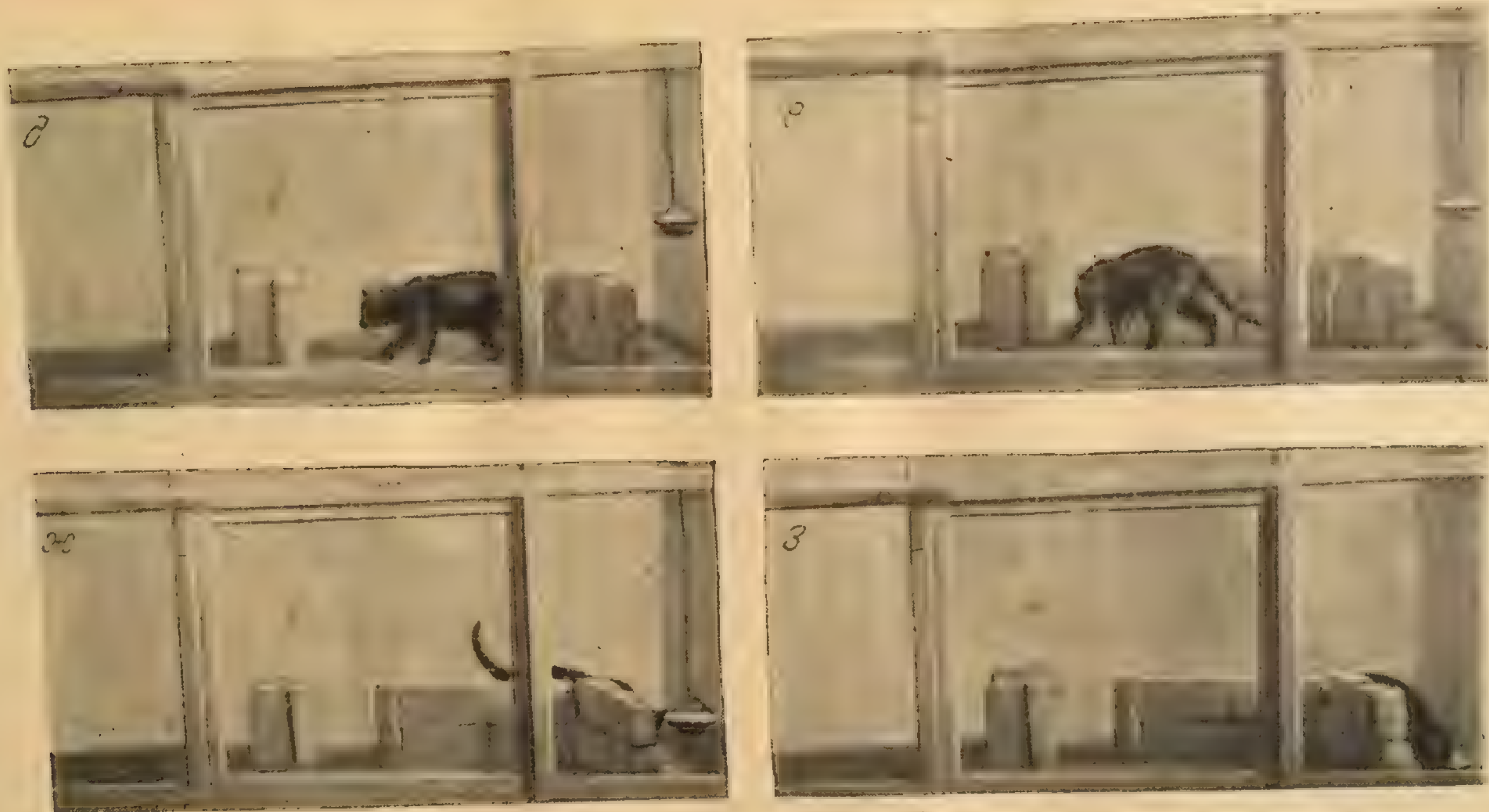


Рис. 11. Пищевой двигательный условный рефлекс у декортицированного кота № 9.
 а—кадр заснят до включения условного сигнала (прерывистый свет электрической лампы); б, в, г, д, е, ж—кадры, засня-
 тые во время действия условного сигнала, показывают условную двигательную реакцию и попадание животного в проход;
 з—кадр относится к периоду пищевого подкрепления.

также повреждение обонятельных луковиц. Очевидно, с этим и связано то, что у этого животного трудно было образовать прочный условный рефлекс — попадание в проход. Однако все же и у данного кота он был образован на звук M_{200} . Животное начало попадать в проход после 10 опытных дней, во время которых было дано 81 сочетание. В течение всей дальнейшей работы с котом процент попаданий его в проход составлял не более 40% от общего количества раздражений в опыте.

Итак, полученные нами результаты показывают, что кошки, лишенные коры больших полушарий (неокортекса), обладают определенными возможностями ориентироваться в пространстве и устанавливать в связи с окружающей средой элементарные условные рефлексy.

Как уже указывалось, у кошек после декортикации остается еще способность к восприятию различных раздражений и примитивный их анализ. Одна из форм этого анализа обнаружилась в описанных выше опытах с клеткой с установленным в ней проходом. После удаления коры полушарий предметное зрение у кошек исчезает полностью, следовательно, зрительный анализатор не мог играть значительной роли в установлении условной поведенческой реакции попадания в проход. По-видимому, решающую роль в этом играли кожный и обонятельный анализаторы. Во время хождения по клетке в поисках прохода кошки непрерывно получали тактильные раздражения: наталкивались мордой на стенки клетки, стенки прохода, кроме того, двигаясь во время действия условного раздражителя, они постоянно соприкасались шерстным покровом тела или с передней стенкой клетки или со стенкой прохода. Когда их голова оказывалась в разрыве перегородки, служившей входом в проход, животные обычно и входили в него. Обрезание вибрисс у декортицированных кошек заметно ухудшало ориентацию их в окружающем пространстве. При дополнительном удалении обонятельных луковиц попадание в проход животных также значительно ухудшалось. Следует принимать во внимание и данные И. С. Беритова (1961), показавшего большую роль лабиринтного аппарата в пространственной ориентации животных.

Рассматривая
животному во время
таст, что эта
восприятия в
ровать положение
нию к себе и
движения к эти
видит их и не
Можно полагать
таемое в индиви
накопленного о
норефлекторным
гут быть уложе
тельствующие о
пространственно
вотных. И. С.
низмы простран
ных реакций о
нако из описан
неокортекса ж
осуществлять
ливающие их о
И. С. Берит
что индивидуал
обусловлено н
«образами», ко
него опыта. Со
мый образ, на
в определенно
движения к э
этого места и
определенных
ставление пищ
мулом для пр
к пище. Эта
И. С. Берито
зированной»
щей на более
Однако на
можно счита
ладают пове
«образами»
ного раздра

Рассматривая вопрос о пространственной ориентации животных во внешней среде, И. С. Беритов (1961) считает, что эта способность выражается в «умении при восприятии внешнего мира проецировать или локализовать положение воспринятых предметов по отношению к себе и друг к другу и затем направлять свои движения к этим предметам, если даже животное не видит их и не воспринимает другими рецепторами». Можно полагать, что это «умение» животных приобретаемое в индивидуальной жизни, является результатом накопленного опыта и так или иначе является условно-рефлекторным по своей природе. В такое понятие могут быть уложены и наблюдаемые нами факты, свидетельствующие об определенной, хотя и элементарной пространственной ориентации декортицированных животных. И. С. Беритов (1961) все центральные механизмы пространственных индивидуально приобретенных реакций относит к коре больших полушарий, однако из описанных опытов видно, что и в отсутствие неокортекса животные еще обладают возможностью осуществлять некоторые рефлекторные акты, обуславливающие их ориентацию в пространстве.

И. С. Беритов недостаточно обоснованно считает, что индивидуально приобретенное поведение животных обусловлено не только условными рефлексами, но и «образами», которые они воспроизводят на основе прежнего опыта. Согласно этой точки зрения, воспроизводимый образ, например, пищи, ранее виденный животным в определенном месте, в дальнейшем направляет его движения к этому месту даже тогда, когда животное этого места и не видит. И. С. Беритов полагает, что при определенных условиях у животного возникает представление пищи или ее «образ» и он-то и является стимулом для преодоления препятствий, стоящих на пути к пище. Эта «психонервная деятельность», по мнению И. С. Беритова, качественно отличается от «автоматизированной» условно-рефлекторной деятельности, стоящей на более низком уровне.

Однако на основании проведенных нами наблюдений можно считать, что и декортицированные животные обладают поведением, определяемым воспроизводимыми «образами». Такие животные как при действии условного раздражителя, так и «произвольно» в начале опы-

та или в интервалах между отдельными сочетаниями, т. е. тогда, когда непосредственное воздействие условного сигнала отсутствовало, перелезали через перегородку, отгораживающую место кормления, или попадали в проход, в котором обычно получали пищу. Хотя у декортицированных кошек тот, по мнению И. С. Беритова, высокоорганизованный субстрат, расположенный в коре полушарий и связанный с «психонервной деятельностью», отсутствует, тем не менее такие животные проявляют определенные признаки этой деятельности. Следовательно, понятие «психонервная деятельность» не является физиологически обоснованным представлением и не отражает исключительно высшие мозговые процессы.

Едва ли для понимания поведения как нормальных, так и декортицированных животных требуется обоснование особой, принципиально отличной формы мозговой деятельности, если это поведение укладывается в рамки условнорефлекторной теории. Для этого следует лишь признать, что условнорефлекторная функция может быть весьма сложно организованным процессом, не всегда автоматизированным, и проявляться не только при непосредственном действии условного стимула, но и быть далеко отставленной реакцией.

Развивая взгляд И. П. Павлова о том, что условным возбудителем может являться не только раздражитель, непосредственно действующий на внешние или внутренние рецепторы, но и на определенное функциональное состояние полушарий, П. С. Купалов (1941, 1962) на основании новых экспериментальных материалов дал представление о двух типах укороченных рефлексов. Один из них состоит в том, что условный сигнал, вызывая определенное нервное состояние, не ведет к переходу его в выраженную внешнюю реакцию. Другой — встречается тогда, когда возбужденное состояние мозга разряжается какой-либо внешней реакцией в отсутствии непосредственного действия условных раздражителей. Таким образом, условные рефлексy могут быть без «обычного» начала или без «обычного» конца. Отсюда, на основе чисто физиологических понятий представляется возможным объяснить явления в поведении животных без прибегания к эмпирическому понятию об «образе».

Кратчайшим и
деятельности
что нет никаких
вековые явления
гать, что они
тельности мозга
Физиологиче
ний и сложных
торых отсутству
осуществлении
еще более поня
ставлениям И.
но, проявление
у человека имее
К анализу его
Он показал, что
нервной деятель
дойти к изучени
зиций чисто фи
торной теории.

Критически рассматривая гипотезу о «психонервной деятельности» животных, Л. Г. Воронин (1962) считает, что нет никаких оснований противопоставлять тождественные явления «очаг» возбуждения и «образ» и полагать, что они обозначают принципиально разные деятельности мозга.

Физиологические механизмы произвольных движений и сложных поведенческих реакций организма, в которых отсутствует действие стимулов, характерных при осуществлении простых условных рефлексов, делаются еще более понятными, когда мы обращаемся к представлениям И. П. Павлова о «рефлексе» цели. Конечно, проявление этого рефлекса как у животных, так и у человека имеет огромное жизненно важное значение. К анализу его недавно обратился П. К. Анохин (1962). Он показал, что современное состояние науки о высшей нервной деятельности и нейрофизиологии позволяет подойти к изучению целеустремленности поведения с позиций чисто физиологических, с точки зрения рефлекторной теории.

ВНУТРЕННЕЕ ТОРМОЖЕНИЕ У ДЕКОРТИЦИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

Процессы торможения, так же как и процессы возбуждения, присущи деятельности любой области центральной нервной системы. Нужно считать «установленной физиологической истиной», — что вся наша нервная деятельность состоит из двух процессов: раздражительного и тормозного, вся наша жизнь есть постоянная встреча, соотношение этих двух процессов»¹.

В нормальном организме процессы возбуждения и торможения в центральной нервной системе находятся в определенном соотношении, равновесии, что и обуславливает совершенные и адекватные ответные реакции животного на воздействующие на его раздражители. Но уже при частичных экстирпациях коры больших полушарий это нормальное соотношение процессов возбуждения и торможения, а следовательно, и совершенство рефлекторных ответов организма в большей или меньшей степени утрачивается.

В павловских лабораториях было установлено (М. И. Эльяссон, 1908; В. А. Демидов, 1909; С. П. Кураев, 1912, и др.), что после частичных экстирпаций коры полушарий явления возбуждения у животных начинают отчетливо преобладать над процессами торможения. Так, у собак наблюдалось более продолжительное слюноотделение после прекращения пищевого подкрепления, затруднялось образование дифференцировок, образование условного тормоза и т. д. Этот вывод не-

¹ И. П. Павлов, Полное собрание трудов. Т. 1. М. — Л., 1940, стр. 411.

однако, в
автор. В
торможения
Д. Г. Вершин
скую функцию
В отчетливой
в центральной
ных, полностью
Уже при общих
ными кошками
возбудительных
мерная, напри
двигательные ре
и условные ра
ориентировочных
этом.

У

Угасание отве
ного подкреплен
является одним
лекса и представ
форм внутреннего
Если у первой
ленного (1911—191
шения образовани
гих работах после
вотных тех или
обычным методо
(С. С. Полтырев,
М. А. Панкратов,
Мы также из
кортицированных
шение обороните
ленков, 1950а, 19
стыми раздраже
раздражениями
когда эти интере

Кот № 6. Угаше
зованного на свето
свет (электрическ
ром электрического
6*

однократно подтверждался в исследованиях и других авторов. В более позднее время ослабление процессов торможения при корковых экстирпациях отмечал Л. Г. Воронин (1949), изучавший аналитико-синтетическую функцию мозга у собак.

В отчетливой форме снижение тормозных процессов в центральной нервной системе проявляется у животных, полностью лишенных коры больших полушарий. Уже при общих наблюдениях над нашими оперированными кошками бросалось в глаза преобладание у них возбудительных процессов над тормозными. Чрезмерная, например, прожорливость, весьма живые двигательные реакции на различные индифферентные и условные раздражители, трудная угашаемость ориентировочных рефлексов — свидетельствовало об этом.

Угасательное торможение

Угасание ответной реакции при отсутствии постоянного подкрепления условного раздражителя безусловным является одним из основных свойств условного рефлекса и представляет собой одну из распространенных форм внутреннего торможения.

Если у первой декортицированной собаки Г. П. Зеленого (1911—1912) и собаки Н. Ф. Попова (1953) угашения образованных реакций не отмечалось, то в других работах после выработки у декортицированных животных тех или иных реакций удавалось угашать их обычным методом и наблюдать затем восстановление (С. С. Полтырев и Г. П. Зеленый, 1930; Тен Кате, 1934; М. А. Панкратов, 1938, и др.).

Мы также изучали угасательное торможение у декортицированных кошек. Вначале производилось угашение оборонительных временных связей (Н. Ю. Беленков, 1950а, 1954). Угашение происходило прерывистыми раздражениями. Интервалы между отдельными раздражениями равнялись 5 минутам, но были опыты, когда эти интервалы составляли 1 минуту.

Кот № 6. Угашение оборонительного условного рефлекса, образованного на световой раздражитель. Условный раздражитель — свет (электрическая лампа 200 вт, 5 секунд) не подкрепляется ударом электрического тока в левую переднюю лапу.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя в данном опыте	Интенсивность ответной двигательной реакции на условный раздражитель
10.50	234	1	+++
10.55	235	2	+++
11.00	236	3	++
11.05	237	4	—
11.10	238	5	+
11.15	239	6	+
11.20	240	7	—
11.25	241	8	—
11.30	242	9	—
11.35	243	10	—
11.40	244	11	—
Перерыв			
13.21	245	12	++

Таким образом, у этого кота оборонительный двигательный рефлекс на световой раздражитель угас после 6 применений данного раздражителя без соответствующего подкрепления. С такой же скоростью происходило угашение этого рефлекса и у других четырех бескорковых кошек. Условный оборонительный рефлекс на звуковой раздражитель (M_{290}) угасался несколько медленнее; спустя 9—11 раздражений, что, конечно, связано с тем, что свет является более слабым раздражителем, чем звук. Когда интервал времени между отдельными раздражениями сокращался до 1 минуты, угасание условного рефлекса на звук наступало быстрее через 4—7 неподкреплений условного сигнала. Если после угашения условного рефлекса в опыте делался перерыв на 1—1½ часа, то спустя это время положительные ответы вновь наблюдались.

У всех экспериментальных животных угашались и выработанные у них пищевые двигательные условные рефлексy. Опыты происходили в тех же экспериментальных условиях, в каких производилось образование положительных пищевых рефлексов. Один из таких опытов приводится ниже.

Кот № 14. 30/III 1949 г. Угашение пищевого двигательного рефлекса. Условный раздражитель — свет (мигание лампочки 100 вт с частотой 60 в минуту, 30 секунд). Подкрепление условного сигнала пищей не производится.

Время	Порядковый номер применения условного раздражителя	Порядковый номер применения условного раздражителя в данном опыте	Латентный период (в секундах)	Характер двигательной реакции	Период двигательной активности после окончания действия условного раздражителя
11.05	102	1	1,8	Активная пищевая двигательная реакция	1 мин. 25 сек.
11.10	103	2	2,0	То же	1 мин. 45 сек.
11.15	104	3	1,6	То же	1 мин. 15 сек.
11.20	105	4	1,6	То же	1 мин. 45 сек.
11.25	106	5	1,8	То же	0 мин. 55 сек.
11.30	107	6	2,4	То же	0 мин. 24 сек.
11.35	108	7	4,2	Менее активная двигательная реакция	0 мин. 10 сек.
11.40	109	8	2,2	По клетке ходит медленно. Прекратил движения ранее окончания действия раздражителя	0 мин. 0 сек.
11.45	110	9	2,8	Активная двигательная реакция	0 мин. 20 сек.
11.50	111	10	5,0	Слабая двигательная реакция	0 мин. 0 сек.
11.55	112	11	8,4	То же	0 мин. 0 сек.
12.00	113	12	6,0	То же	0 мин. 0 сек.
12.05	114	13	15,0	Сделал несколько шагов	0 мин. 0 сек.
12.10	115	14	18,0	То же	0 мин. 0 сек.
12.15	116	15	0,0	Двигательная реакция отсутствует	0 мин. 0 сек.
12.20	117	16	0,0	То же	0 мин. 0 сек.
12.25	118	17	0,0	То же	0 мин. 0 сек.
12.30	119	18	0,0	То же	0 мин. 0 сек.
П е р е р ы в					
		19	3,4	Активная двигательная реакция	1 мин. 05 сек.
13.10	120				

Аналогичная картина угашения пищевого двигательного рефлекса происходила и в опытах с другими животными. При действии неподкрепляемого раздражителя во всех опытах постепенно развивалось торможение двигательной реакции. Это было видно не только из непосредственного наблюдения за активностью животных, но и, как показывает приведенный протокол, из постепенного увеличения латентного периода реакции, а также из сокращения времени движений животного, происходивших после прекращения действия сигнала. Снижение двигательной реакции при угашении условных рефлексов у бескорковых кошек, как видно из протокола, происходит волнообразно. Такая же волнообразность угашения условных рефлексов отмечается и у нормальных животных (Б. П. Бабкин, 1904; И. П. Фролов и О. А. Виндельбанд, 1925, и др.).

Полученные данные, сведенные вместе в табл. 4 позволяют заключить, что оборонительные условные рефлексы у декортицированных кошек угасают быстрее, чем пищевые рефлексы. Это можно объяснить тем, что пищевые рефлексы у таких животных (как, по-видимому, и у нормальных) доминируют над другими, они являются более стойкими, а потому и более трудно угасаемыми (табл. 4).

Таблица 4

Количество условных раздражений, не подкрепленных безусловным раздражением, после применения которых у декортицированных кошек происходило угашение условных рефлексов

№ животного	Оборонительный рефлекс		Пищевой рефлекс		
	условный раздражитель		условный раздражитель		
	свет	метроном	свет	метроном	звонок
9	7	10	13	24	—
10	6	—	—	—	—
6	6	9	16	19	21
14	—	11	14	20	—
4	—	—	—	29	—

Интересно сопоставить скорость угасания условных рефлексов у нормальных и у бескорковых животных. Известно, что угасание условных рефлексов у здоровых собак протекает значительно скорее, чем у бескорковых животных. Проведенные нами опыты на

нормальных кошках выявили ту же закономерность. Так, у 2 нормальных кошек оборонительная двигательная связь угасла: у одной через 3 раздражения световым сигналом, у другой — через 4 раздражения. Пищевой условнорефлекторный двигательный акт, (подбегание к месту спуска кормушки), у одной нормальной кошки исчез спустя 4 звуковых (метроном) раздражения, у другой — спустя 6 раздражений. Сходные в этом отношении материалы получены Ц. Н. Дедабришвили (1947), согласно которым угасание двигательного пищевого рефлекса у нормальных кошек происходит после 3—5 раздражений звуком без сочетаний с пищей. Таким образом, угашение условных рефлексов у декортицированных кошек наступает после значительно большего числа применений неподкрепляемого условного сигнала по сравнению с нормальными животными.

Затяжной характер угасательного процесса у бескорковых кошек, сравнительно быстрое самопроизвольное восстановление угашенных рефлексов свидетельствует о сниженном у них уровне тормозных процессов. Это снижение способности к торможению у бескорковых животных нельзя считать фактом, благоприятным для существования. Чем быстрее происходит угасание временной связи, тем на более высоком уровне стоят приспособительные механизмы животного к изменившимся условиям его существования. Это вытекает из того, что биологический смысл угасания заключается в быстром прекращении той деятельности, которая при данных условиях может явиться для животного не только бесполезной, но и вредной, говоря словами И. П. Павлова, «зачем быть той или другой деятельности, если она является при данных условиях неуместной».

Однако нужно признать, что наряду с отличительными чертами угасания условных рефлексов у нормальных и декортицированных животных имеется и несомненная общность. Это дает основание полагать, что процессы внутреннего торможения протекают не только в коре полушарий, но и в субкортикальных образованиях.

В. А. Сосенков (1959) в руководимой нами лаборатории показал, что у декортицированных кошек сравнительно легко могут образовываться сердечные и дыхательные рефлексы. При подкреплении звука вдыханием паров аммиака вырабатывается условнорефлекторная

брадикардия и задержка дыхания; при подкреплении условного сигнала пищей образуются условнорефлекторная тахикардия и усиление дыхания. Наряду с этим у животных возникают и соответствующие пищевые или оборонительные двигательносоматические условные реакции.

В ходе угашения таких оборонительных и пищевых условных рефлексов первыми угасали двигательные реакции, т. е. поиск пищи или движения, направленные на избегание аммиака. Эти реакции исчезали спустя 5—14 применений условного сигнала без подкрепления. Только затем наступало угашение вегетативных условных реакций. Сердечный компонент угасался после 27—54 применений звука без подкрепления, а дыхательный — чаще всего несколько позднее.

Интересно, что по многочисленным данным и у нормальных животных двигательные условные реакции угасают раньше вегетативных [В. М. Касьянов, 1950; Ц. Н. Дедабришвили, 1956; Гент с сотр. (W. Gant, 1949, 1952) и др.]. По-видимому, вегетативные компоненты условных рефлексов в большей степени связаны с деятельностью подкорки, чем коры полушарий. Отсюда и более длительный период их угасания, обусловленной большей инертностью протекания процессов в подкорковых образованиях, чем в корковых.

Сравнение скоростей угашения дыхательных, сердечных и двигательных компонентов условных рефлексов у декортицированных и нормальных кошек показало (В. А. Сосенков, 1961), что угасательное торможение у первых развивается значительно медленнее, чем у вторых. Так, у нормальных кошек условные двигательные реакции, выработанные на действие аммиака и двигательные пищевые условные реакции, переставали проявляться после 6—9, сердечные после 9—12, дыхательные — после 6—11 применений неподкрепляемого звукового сигнала. Факт ослабления процессов угасательного торможения у декортицированных животных, таким образом, отчетливо выступает и в этих опытах.

При исследовании угасания сердечных условных рефлексов оказалось возможным в деталях проследить развитие тормозного процесса в центральной нервной системе бескорковых животных. Об интенсивности торможения можно было судить не только по отсутствию

в ответ на условный сигнал реакция
вспаложного знака
кардии при угашении
ронительных аммиака
рефлексов и брадикардии
при угашении
(рис. 12). Эти наблюд
каждо показываю
твную природу внут
го торможения.

Генерализация
раздражителей
и дифференцировоч
торможение

И. П. Павлов о
что «вся высшая н
деятельность предста
ся в виде двух осн
механизмов: во-перв
виде механизма врем
замыкания проводни
внешнего мира и реак
на, и, во-вторых, меха
что определенный ана
отделами нервной сист
подчеркивал, что высш
раздражителей достига
вотных коры больших
И, действительно, н
дали у наших подопыт
что с удалением у ни
ются многие качества
И. П. Павлов. Д
1928 г. Высшей нервной деят
стр. 114.

разницы частот сердцебиений до и после действия условного сигнала, но и по возникновению у животных в ответ на неподкрепляемый сигнал реакции противоположного знака: тахикардии при угашении оборонительных аммиачных рефлексов и брадикардии при угашении пищевых (рис. 12). Эти наблюдения наглядно показывают активную природу внутреннего торможения.

Генерализация раздражителей и дифференцировочное торможение

И. П. Павлов считал, что «вся высшая нервная деятельность представляется в виде двух основных механизмов: во-первых, в виде механизма временной связи, как бы временного замыкания проводниковых цепей между явлениями внешнего мира и реакциями на них животного организма, и, во-вторых, механизма анализаторов»¹. Указывая, что определенный анализ осуществляется и низшими отделами нервной системы, И. П. Павлов в то же время подчеркивал, что высший и тончайший анализ и синтез раздражителей достигается только при наличии у животных коры больших полушарий.

И, действительно, на основании того, что мы наблюдали у наших подопытных животных, можно заключить, что с удалением у них коры полушарий навсегда теряются многие качества в осуществлении тонкого и слож-

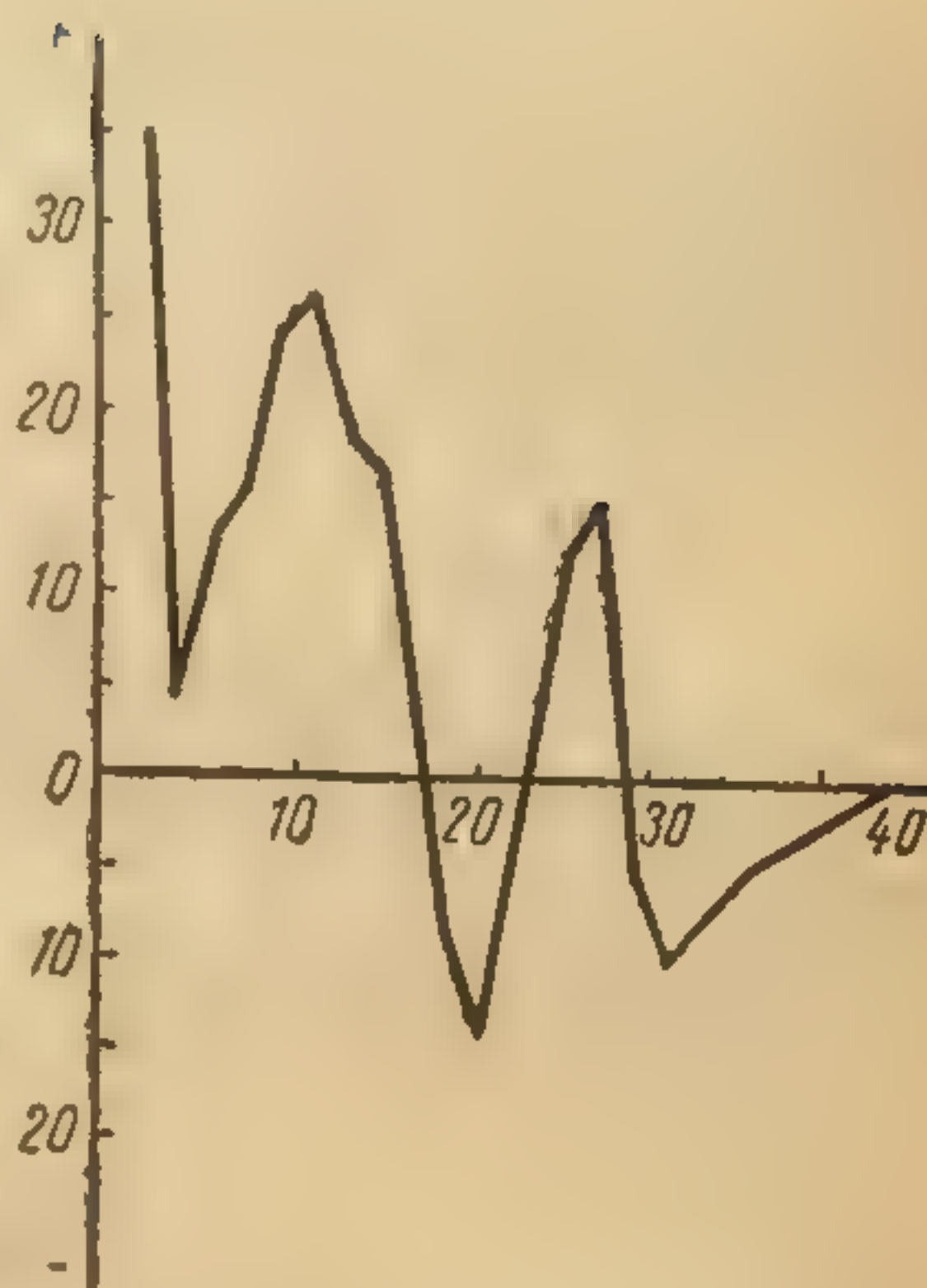


Рис. 12. Развитие угасательного торможения сердечного компонента пищевого условного рефлекса у декортицированной кошки № 16.

На оси абсцисс — порядковые номера применений неподкрепляемого условного сигнала (тон 1000 гц), на оси ординат — разница частот сердцебиений до и во время действия условного раздражителя. Знак + означает учащение сердцебиения, знак — замедление сердцебиения.

¹ И. П. Павлов. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М. — Л., 1938, стр. 114.

ного анализа агентов, воздействующих на них из внешнего мира. Однако эти же наблюдения показывают, что анализаторная деятельность декортицированных животных остается еще на сравнительно высоком уровне. Они позволяют говорить о существенной роли в анализаторной деятельности организма не только коры, но и ближайших к ней подкорковых образований.

В лаборатории И. П. Павлова (1927) в экспериментах с удалением различных областей коры полушарий было установлено, что экстирпация зрительного, слухового и других корковых анализаторов исключает осуществление сложного анализа соответствующих раздражителей, однако полной утраты условного рефлекторного анализа при этом не происходит. В последующем в большом ряде аналогичных работ отечественных и зарубежных авторов были расширены и дополнены эти первоначальные данные, однако общие выводы, сделанные И. П. Павловым о сохранении условнорефлекторной анализаторной деятельности после удаления отдельных областей коры, не изменились и до настоящего времени.

И. П. Павлов (1927) полагал, что после удаления какой-либо корковой проекционной области в коре остаются рассеянные элементы этого анализатора, с функцией которых и связан условнорефлекторный анализ, наблюдаемый после экстирпации. Но с другой стороны, не исключена возможность относить этот анализ к деятельности подкорковых образований, поскольку до настоящего времени бесспорных доказательств как физиологических, так и морфологических о наличии в коре полушарий рассеянных анализаторных клеток не имеется (Н. Ю. Беленков, 1954, 1959, 1962; Н. А. Рожанский, 1957).

В ходе экспериментов с образованием у бескорковых кошек дифференцировок прежде всего выступили резко выраженные явления обобщения условных раздражителей. Как известно, генерализация раздражителей свойственна всем нормальным животным. Особенно отчетливо она отмечается на первых стадиях выработки того или иного условного рефлекса. Затем эти явления обобщения относительно быстро исчезают и сменяются специализацией рефлекса, выражающейся в четком дифференцировании условного сигнала от индифферентных раздражителей.

Опыты с
что хотя у та
условнореф
носительной
тельное вре
ловного реф
отвечать ана
ранее раздра
видно, что да
не связанных
дражителей,
ответ, какой

Кот № 4 2
Условный разд

Время	Раздражи
13.20	Метрон
13.29	Метрон
13.36	Свисток
13.44	Метрон
13.52	Зуммер

У нормал
ция условног
при образова
краткого пр

Опыты с декортицированными кошками показали, что хотя у таких животных и происходит специализация условнорефлекторного ответа, но она является весьма относительной, поскольку животные даже спустя значительное время после установления того или иного условного рефлекса на определенный сигнал продолжают отвечать аналогичной реакцией и на неприменявшиеся ранее раздражители. Из приводимого протокола опыта видно, что дача впервые новых, индифферентных, ранее не связанных с какой-либо безусловной реакцией раздражителей, вызывает у бескорковых кошек такой же ответ, какой вызывает и условный раздражитель.

Кот № 4 26/I 1948 г. Пищевая двигательная временная связь. Условный раздражитель — M_{200} , безусловный — пища.

Время	Раздражитель	Порядковый номер применения раздражителя	Латентный период (в секундах)	Ответная реакция на раздражитель
13.20	Метроном	88	2,2	Быстро ходит по клетке, подошел к месту кормушки через 10 секунд
13.29	Метроном	89	1,6	То же, подошел к месту кормушки через 14 секунд
13.36	Свисток	1	1,8	То же, активная пищевая двигательная реакция Подошел к месту кормушки через 12 секунд
13.44	Метроном	90	1,8	То же, подошел к месту кормушки через 6 секунд
13.52	Зуммер	1	2,0	Активная пищевая двигательная реакция. Подошел к месту кормушки через 10 секунд

У нормальных животных, как известно, специализация условного рефлекса может происходить не только при образовании дифференцировок, но и по мере многократного применения основного условного сигнала

(Ю. В. Снегирев, 1911; П. С. Купалов, 1915). У бескорковых животных такой специализации временных связей не происходит. Следует обратить внимание также на следующее. В. А. Бурмакин (1909), подробно исследовавший явления обобщения у собак звуковых раздражений, пришел к выводу, что генерализация условного рефлекса происходит не в пределах всего слухового анализатора, а лишь в пределах отдельных его частей. Факты, подтверждающие это положение, неоднократно отмечались и в работах других сотрудников лаборатории, руководимой И. П. Павловым (М. И. Эльяссон, 1908; Г. П. Зеленый, 1907, и др.). Наши опыты показывают, что у декортицированных животных обобщение раздражителей не ограничивается одноименным анализатором, а происходит в более широких пределах. Это видно из следующего опыта.

Кот № 9 6/I 1949 г. Пищевая временная связь. В клетке установлен проход, ведущий к кормушке. Условный раздражитель — свет от электрической лампы (100 вт), безусловный — пища, находящаяся в конце прохода.

Время	Раздражитель	Порядковый номер применения раздражителя	Латентный период (в секундах)	Ответная реакция на раздражитель
11.15	Свет	193	2,4	Быстро ходит по клетке. Попал в проход на 4-й секунде после начала двигательной реакции
11.25	Хлопки в ладоши	3	3,4	Та же двигательная реакция, попал в проход на 16-й секунде. Не подкреплено
11.32	Свет	194	2,0	Попал в проход на 6-й секунде
11.38	Хлопки в ладоши	4	2,8	Та же реакция, попал в проход на 10-й секунде. Не подкреплено

Если исходить из предположения, что ретикулярная формация головного мозга принимает какое-то участие в проявлении описываемых условных рефлексов, то может быть широкая генерализация раздражителей у бес-

корковых кошек и связана с присущим ей свойством вызывать иррадиированные процессы. Кора же полушарий наделяет условный рефлекс особыми специализированными качествами и подавляет иррадиацию.

Однако определенная специализация условных рефлексов все же может происходить и у бескорковых кошек. Для этого необходимо, чтобы в процессе опытов индифферентные (побочные) раздражители применялись систематически и не подкреплялись. Другими словами, требовалось образование дифференцировок, даже в тех случаях, когда нужно было избавиться от генерализации раздражителей, весьма далеких от основного условного сигнала.

Ниже приводится протокол опыта, показывающий необходимость специального образования дифференцировки у бескоркового животного на действие таких отдаленных друг от друга раздражителей, какими являются метроном и свисток.

Кот № 14 5/V 1949 г. Пищевой двигательный рефлекс. Условный раздражитель — M_{200} , безусловный — пища. Свисток (30 секунд) не подкреплялся пищей.

Время	Раздражитель	Порядковый номер применения раздражителя	Латентный период (в секундах)	Ответная реакция на раздражитель
11.45	Свисток	17	0,0	Двигательная реакция отсутствует
11.50	Метроном	354	2,0	Активная пищевая двигательная реакция. Подошел к кормушке через 8 секунд
11.55	Метроном	355	2,2	То же, подошел к кормушке через 6 секунд
12.00	Свисток	18	0,0	Двигательная реакция отсутствует
12.05	Свисток	19	0,0	Двигательная реакция отсутствует
12.11	Метроном	356	3,0	Активная двигательная реакция. Подошел к кормушке через 9 секунд

Следовательно, можно считать, что у кота № 14 после 16 применений дифференцировочного сигнала — свистка, последний был отдифференцирован от положитель-

ного действия метронома. Сходные данные удалось получить и в опытах с котом № 6. В течение 4 дней потребовалось дать 22 раздражения свистком в чередовании с положительным сигналом — звонком, чтобы этот раздражитель перестал вызывать у животного двигательную пищевую реакцию.

Опыты показали, что если отрицательный сигнал применяется сразу вслед за положительным, то при этом вместо торможения возникает возбуждение движений декортицированного животного. Далее оказалось, что если в опыте первое раздражение тормозным сигналом не вызывает у животного отрицательной реакции, то она наступает при повторном его применении. Данные факты еще раз говорят о доминировании у декортицированных животных процессов возбуждения. По-видимому, слабые тормозные процессы у них не могут в достаточной степени противостоять процессам возбуждения.

Под термином «суммационный рефлекс», введенным И. П. Павловым, подразумевается явление, когда возбуждение от индифферентного раздражителя, суммируясь с возбуждением какого-либо нервного центра, проявляется в той или иной форме деятельности животного, свойственной функции этого центра. К. С. Абуладзе (1949) пришел к выводу, что любой раздражитель, по своим физическим качествам далеко отстоящий от условных раздражителей, может дать реакцию, подобную выработанному условному рефлексу. О. П. Ярославцева (1945) на основании своих наблюдений также сделала заключение, что при наличии общего пищевого возбуждения всякий индифферентный раздражитель может вызвать пищевую реакцию как двигательную, так и секреторную. Однако, если у животных, обладающих корой больших полушарий, явления генерализации от явлений суммации сравнительно легко можно отличить потому, что при суммации в отличие от генерализации эффект вызывают любые, даже очень далеко отстоящие по своим свойствам раздражители, то у декортицированных животных это сделать значительно труднее, так как генерализованные ответные реакции у них имеют место и при применении весьма отдаленных от условного сигнала, раздражителей, и отличить их от суммационных рефлексов по другим признакам не представляется возможным. Чем ниже уровень центральной нервной си-

стемы, тем в более обнаженном виде выступают в нем явления суммации. Но каков бы ни был механизм генерализации раздражителей у нормальных животных, вероятно, и у них в осуществлении этого явления суммация может играть определенную роль.

Итак, становится очевидным, что у декортицированных животных явления обобщения раздражителей и связанные с этим проявления процессов иррадиации по сравнению с нормальными обнаруживаются в более резко выраженном виде. Это можно объяснить отсутствием у декортицированных животных достаточной силы тормозных процессов, которые необходимы для установления тонких специализированных рефлексов. С этой точки зрения представляются особо интересными исследования, проведенные специально с целью образования тех или иных дифференцировок у бескорковых животных.

Из литературы известны лишь единичные такие попытки. С. С. Полтырев и Г. П. Зеленый (1930) у своих собак образовали ряд дифференцировочных условных рефлексов. У одной собаки звук свистка подкрепляли ударом электрического тока в левую переднюю лапу, а звук трещотки — в правую переднюю лапу. После 103 сочетаний со свистком животное поднимало левую лапу, а после 43 сочетаний с трещоткой — правую. У второй собаки тон «с» духового камертона являлся положительным оборонительным сигналом, а тон «фис» — отрицательным, т. е. неподкрепляемым ударом электрического тока. После 47 повторений тон «фис» начал вызывать меньший эффект, чем тон «с». Это снижение эффекта постепенно увеличивалось и достигло наименьших величин через 158 применений этого тона через месяц после начала работы. Авторы пришли к выводу, что слуховой аппарат собаки отличал тона, но полной дифференцировки добиться было невозможно из-за того, что у животного были ослаблены процессы торможения.

Метлеру, Метлеру и Куллеру (1935) у собаки с удаленной корой полушарий удалось отдифференцировать действие тона 1000 гц от звонка. Бромилей (1948) также указывает на возможность получения некоторых грубых дифференцировок у собак, лишенных неокортекса. В противоположность этому Н. Ф. Попов (1953) не смог у

бескорковой собаки образовать дифференцировку на различные частоты метронома.

Тен Кате (1934) у декортицированных кошек вырабатывал дифференцирование звонка от метронома, а также и других звуков. Однако ему не удалось отдифференцировать тон d_5 от тона d_7 , а также получить дифференцировку на различные интенсивности звука. М. А. Панкратов (1938) у декортицированной кошки образовал относительную дифференцировку M_{100} от M_{200} . Выработка ее происходила весьма медленно. Хотя первые признаки торможения двигательной реакции M_{100} , выражавшиеся в увеличении латентного периода, начали проявляться через 15—20 раздражений, только после того, когда было дано 150 отрицательных раздражений и 140 положительных, дифференцировочный сигнал, поставленный на первое и другие места в опыте, более или менее постоянно вызывал отрицательную реакцию.

Не ограничиваясь только констатацией фактов широкого проявления явлений генерализации у кошек, лишенных коры полушарий, мы детально изучали способность их к дифференцированию некоторых раздражителей.

Дифференцирование звуковых раздражений. В первом варианте наших опытов (Н. Ю. Беленков, 1950а, 1954) у подопытных кошек уже были образованы ранее двигательные оборонительные рефлексы на M_{200} . В качестве дифференцировочного, неподкрепляемого раздражителя использовался M_{100} . У обоих животных, у которых вырабатывалась такая дифференцировка, применение этого сигнала в начальный период работы вызывало, как и при действии M_{200} , оборонительную реакцию. После 30—40 применений дифференцировочного сигнала двигательный ответ начал ослабевать, но только через 250—280 раздражений была зафиксирована полная дифференцировка, когда поставленный в опыте на первом месте M_{100} не сопровождался никакими признаками двигательной оборонительной реакции животных. Следующий протокол опыта показывает наличие у декортицированной кошки полной дифференцировки M_{200} и M_{100} .

Кот № 9 7/II 1949 г. Оборонительный условный рефлекс. M_{200} подкрепляется ударом электрического тока в лапу животного, M_{100} не подкрепляется.

В опыте
выработанный
животного пар

~~~~~

$M_{12}$

Рис. 13.  
частот  $M_{100}$   
Значение кр  
безу

и Р. Старце  
ных кошек  
ленный пер  
ференциров  
(рис. 13), о  
дифференци  
нал. У жи  
определенно  
нормальных  
из декорти  
и  $M_{150}$  окон

7 Бет



| Время | Раздражитель     | Порядковый номер применения раздражителя | Интенсивность условной реакции |
|-------|------------------|------------------------------------------|--------------------------------|
| 10.40 | M <sub>100</sub> | 285                                      | —                              |
| 10.45 | M <sub>200</sub> | 297                                      | ++                             |
| 10.50 | M <sub>100</sub> | 286                                      | —                              |
| 10.55 | M <sub>100</sub> | 287                                      | —                              |
| 11.00 | M <sub>200</sub> | 298                                      | +                              |
| 11.05 | M <sub>100</sub> | 288                                      | —                              |
| 11.10 | M <sub>200</sub> | 299                                      | ++                             |
| 11.15 | M <sub>100</sub> | 289                                      | —                              |
| 11.20 | M <sub>200</sub> | 300                                      | ++                             |

В опытах с дыхательными условными рефлексам, выработанными при подкреплении условного раздражителя парами аммиака, Н. Беленков, Г. Поторейко

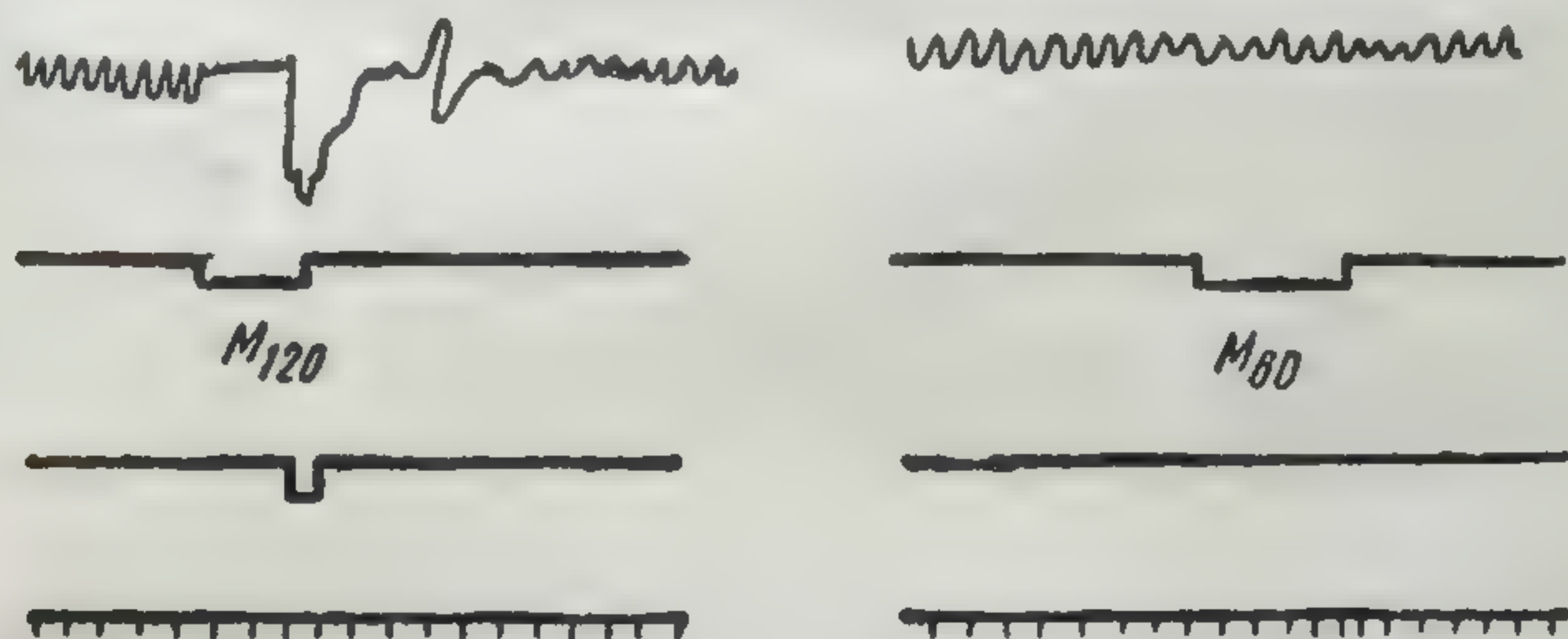


Рис. 13. Дифференцирование декортицированной кошкой частот M<sub>120</sub> (положительный сигнал, подкрепляемый парами аммиака) и M<sub>60</sub> (отрицательный сигнал).

Значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель, отметка времени (2 секунды).

и Р. Старцева (1956) образовывали у декортицированных кошек дифференцировку на M<sub>120</sub> и M<sub>60</sub>. В определенный период работы было отмечено отчетливое дифференцирование животными этих раздражителей (рис. 13), однако в последующем исчезла не только эта дифференцировка, но и ответы на положительный сигнал. У животных наблюдалось состояние, имеющее определенное сходство с невротическими состояниями нормальных животных. Попытка выработать у одной из декортицированных кошек дифференцировку на M<sub>200</sub> и M<sub>150</sub> окончилась неудачно. В течение этих опытов



было дано 90 отрицательных раздражений и столько же положительных.

Дифференцировка частот  $M_{100}$  и  $M_{200}$  была достигнута у декортицированных кошек и на основе пищевых двигательных рефлексов (Н. Ю. Беленков, 1954, 19506). Во время опыта животные находились в клетке с установленным проходом, в который они должны были попасть, чтобы получить при действии условного сигнала пищу. Положительным, подкрепляемым сигналом являлся  $M_{200}$ , отрицательным —  $M_{100}$ . В начале опытов оба эти сигнала вызывали пищевую двигательную реакцию и животные при любом из этих раздражений попадали в проход (см. протокол).

Кот № 6 10/II 1948 г. Пищевая временная связь.  $M_{200}$  подкрепляется пищей,  $M_{100}$  не подкрепляется. В клетке установлен проход, ведущий к пище.

| Время | Раздражитель | Порядковый номер применения раздражителя | Латентный период (в секундах) | Время от начала двигательной реакции до момента попадания животного в проход (в секундах) |
|-------|--------------|------------------------------------------|-------------------------------|-------------------------------------------------------------------------------------------|
| 11.25 | $M_{200}$    | 28                                       | 3                             | 4,0                                                                                       |
| 11.33 | $M_{200}$    | 29                                       | 1,5                           | 6,5                                                                                       |
| 11.40 | $M_{100}$    | 3                                        | 1,5                           | 7,5                                                                                       |
| 11.46 | $M_{200}$    | 30                                       | 1,5                           | 3,5                                                                                       |
| 11.52 | $M_{200}$    | 31                                       | 1,5                           | 2,5                                                                                       |
| 12.08 | $M_{100}$    | 4                                        | 2,0                           | 2,0                                                                                       |
| 12.17 | $M_{100}$    | 5                                        | 1,5                           | 3,0                                                                                       |
| 12.22 | $M_{200}$    | 32                                       | 1,5                           | 2,0                                                                                       |

Образование дифференцировки происходило медленно. Хотя первые признаки торможения двигательной реакции при действии  $M_{100}$ , выражавшиеся в увеличении латентного периода и замедлении движений животного, начали проявляться уже через 15—20 его применений, только на втором месяце работы, после дачи 150 отрицательных и 140 положительных раздражений была достигнута полная дифференцировка. В этом случае условный отрицательный сигнал, поставленный на первом и других местах в опыте, приводил к полному торможению двигательной пищевой реакции. Следующий протокол иллюстрирует образованную дифференцировку.

Кот № 6  
Время  
13.15  
13.20  
13.25  
13.30  
13.36  
13.41  
13.46  
Подоб  
другого д  
го она б  
отрицате  
вызывал  
реакцию.  
ние того  
можению  
тормозных  
са, и нали  
мационных  
Диффе  
ронома у  
(1955). О  
ходных ча  
рования и  
цирование  
ками про  
Однако е  
го и того  
шенством  
трудом, т  
личных в  
вершенны  
рии В. А.  
Опыты  
кошек се  
у кошки  
креплялс  
зованн



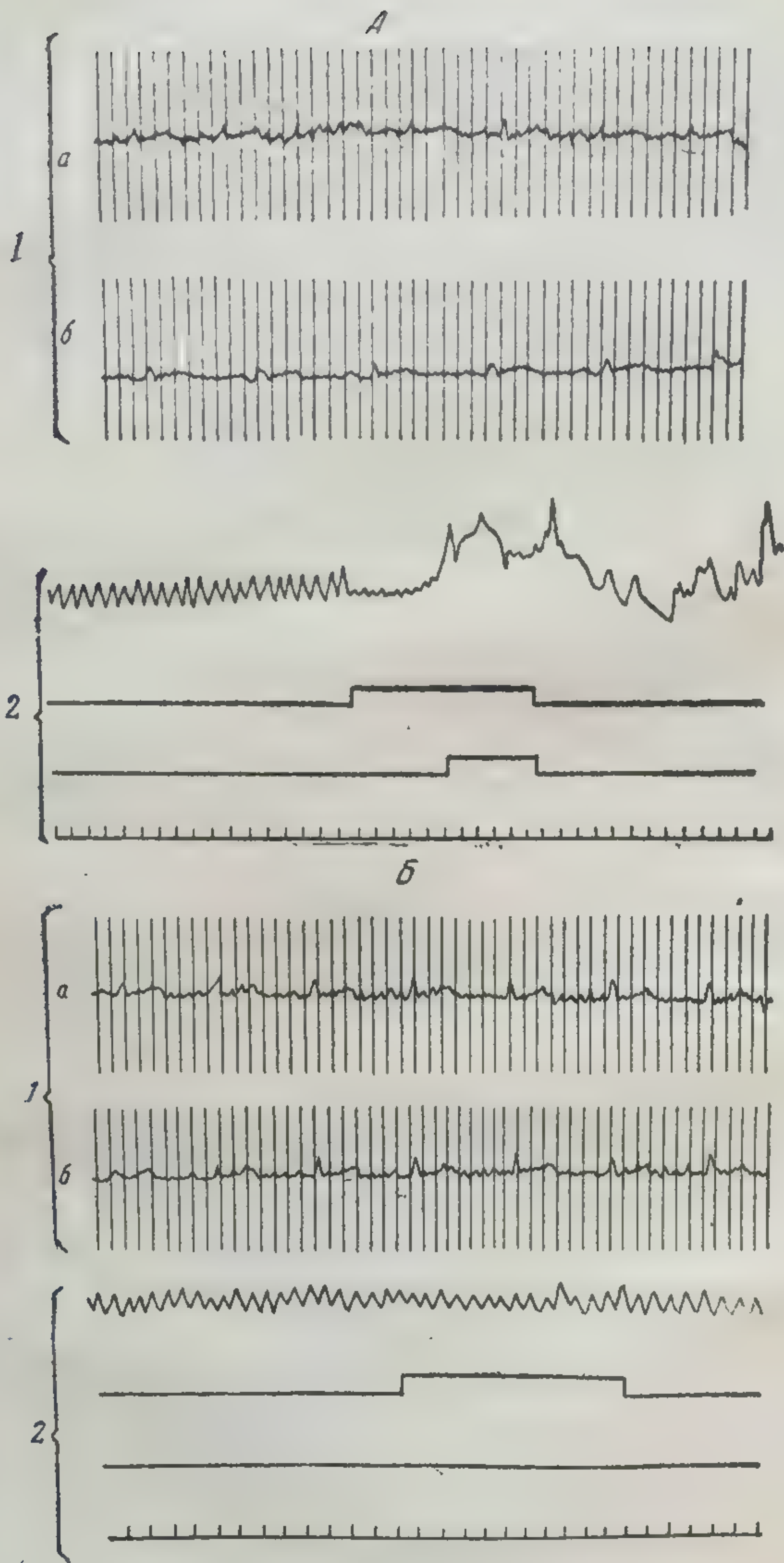
| Время | Раздражитель     | Порядковый номер применения раздражителя | Латентный период (в секундах) | Время от начала двигательной реакции до момента попадания животного в проход |
|-------|------------------|------------------------------------------|-------------------------------|------------------------------------------------------------------------------|
| 13.15 | M <sub>100</sub> | 152                                      | 0,0                           | 0,0                                                                          |
| 13.20 | M <sub>200</sub> | 157                                      | 1,5                           | 2,0                                                                          |
| 13.25 | M <sub>100</sub> | 153                                      | 0,0                           | 0,0                                                                          |
| 13.30 | M <sub>200</sub> | 158                                      | 2,0                           | 1,5                                                                          |
| 13.36 | M <sub>100</sub> | 154                                      | 0,0                           | 0,0                                                                          |
| 13.41 | M <sub>100</sub> | 155                                      | 0,0                           | 0,0                                                                          |
| 13.46 | M <sub>200</sub> | 159                                      | 1,7                           | 3,2                                                                          |

Подобная дифференцировка была образована и у другого декортицированного кота (№ 9). Однако у него она была менее постоянна; в некоторых случаях отрицательный сигнал, поставленный на первом месте, вызывал все же, хотя и не интенсивную, двигательную реакцию. Правда, следующее за этим второе применение того же сигнала всегда приводило к полному торможению. Этот факт лишний раз иллюстрирует слабость тормозных процессов у животных, лишенных неокортекса, и наличие у них в мозгу хорошо выраженных суммационных процессов.

Дифференцирование различных частот ударов метронома у нормальных кошек изучала А. А. Маркова (1955). Оказалось, что при постепенном сближении исходных частот 120 и 208 можно добиться дифференцирования ими частот 196 и 208. Следовательно, дифференцирование частот метронома декортицированными кошками производится значительно хуже, чем нормальными. Однако если дифференцировки различных темпов одного и того же звука (метронома) отличаются несовершенством и образуются у декортицированных кошек с трудом, то дифференцировки непрерывных тонов различных высот у таких животных могут быть более совершенными. Это было обнаружено в нашей лаборатории В. А. Сосенковым (1959, 1961).

Опыты проводились на основе выработанных у этих кошек сердечных и дыхательных условных рефлексов. У кошки № 26 положительный сигнал тон 1000 гц подкреплялся вдыханием паров аммиака, что вело к образованию у ней условнорефлекторной задержки дыхания





и замет  
подъем  
генериро  
жений и  
цательна  
весьма о  
тельный  
стал тепе  
цировку

В опы  
дачей пи  
усиление  
ливая ди  
опытов, в  
жений. П  
тахикард  
сигнала и  
замедлен  
для выяс  
сти живо  
ближался  
ференциро  
сближения

В друг  
звуков по  
жителем,  
шек еще  
№ 30 был  
ции: пище  
миачная)  
ный сигнала  
сигнала. Г  
того, что  
ла и 75 ам

Рис. 14. Дие  
на 1000 гц (

А-условнореф  
вию тона 1000  
184 в минуту);  
стота сердцеби  
раздражитель,  
(1 секунда). Е-с  
действию тона 5  
160 в минуту); А  
сигнала



и замедлению сердечной деятельности. Тон в 500 гц не подкреплялся. Первые признаки образования дифференцировки появились через 55 отрицательных раздражений и 43 положительных; после 100 применений отрицательного сигнала дифференцирование было выражено весьма отчетливо и постоянно (рис. 14). Затем отрицательный сигнал был приближен к положительному и стал теперь тоном 750 гц. Образовать такую дифференцировку у этого кота не удалось.

В опытах с котом № 37 тон 1000 гц подкреплялся дачей пищи, вызывавшей у животного тахикардию и усиление дыхания, тон 500 гц не подкреплялся. Отчетливая дифференцировка образовалась после 14 дней опытов, в которых было дано 98 отрицательных раздражений. При этом положительный сигнал всегда вызывал тахикардию и полипноэ, а при действии отрицательного сигнала изменения отсутствовали или происходило даже замедление сердцебиения и урежение дыхания. Далее, для выяснения предела дифференцировочной способности животного отрицательный сигнал постепенно приближался к положительному. Оказалось, что кошка дифференцировала тоны 800 и 1000 гц. После дальнейшего сближения сигналов дифференцировка нарушилась.

В другой постановке опытов, когда каждый из двух звуков подкреплялся различным безусловным раздражителем, удалось достигнуть у декортицированных кошек еще более тонких дифференцировок. Так, у кошки № 30 были выработаны две условнорефлекторные реакции: пищевая на тон 1000 гц и оборонительная (аммиачная) на тон 300 гц. В ходе работы пищевой условный сигнал постепенно приближался к тону аммиачного сигнала. При такой постановке опыта удалось достичь того, что кошка после 293 применений пищевого сигнала и 75 аммиачного отличала тон 360 от тона 300. Одна-

Рис. 14. Дифференцирование декортицированной кошкой № 26 тона 1000 гц (положительный сигнал, подкрепляемый парами аммиака) и тона 500 гц (неподкрепляемый сигнал).

А—условнорефлекторная брадикардия, апноэ и обездвигательная реакция при действии тона 1000 гц. 1а—исходная электрокардиограмма (частота сокращений сердца 184 в минуту); 1б—электрокардиограмма во время действия условного сигнала (частота сердцебиений 150 в минуту); 2—пневмограмма. Верхняя отметка—условный раздражитель, нижняя—безусловный раздражитель, еще ниже—отметка времени (1 секунда). Б—отсутствие заметных изменений сердечной деятельности и дыхания при действии тона 500 гц. 1а—исходная электрокардиограмма (частота сокращений сердца 160 в минуту); 1б—электрокардиограмма во время действия отрицательного условного сигнала (частота сокращений сердца 160 в минуту); 2—пневмограмма.



ко дальнейшее сближение двух тонов вызвало расстройство дифференцировки (рис. 15 и 16). У другой декортицированной кошки № 36 пределом дифференцировки были тоны 390 и 300 гц.

Эти опыты с образованием дифференцировок путем подкрепления каждого из условных сигналов разными по своему биологическому значению безусловными раз-

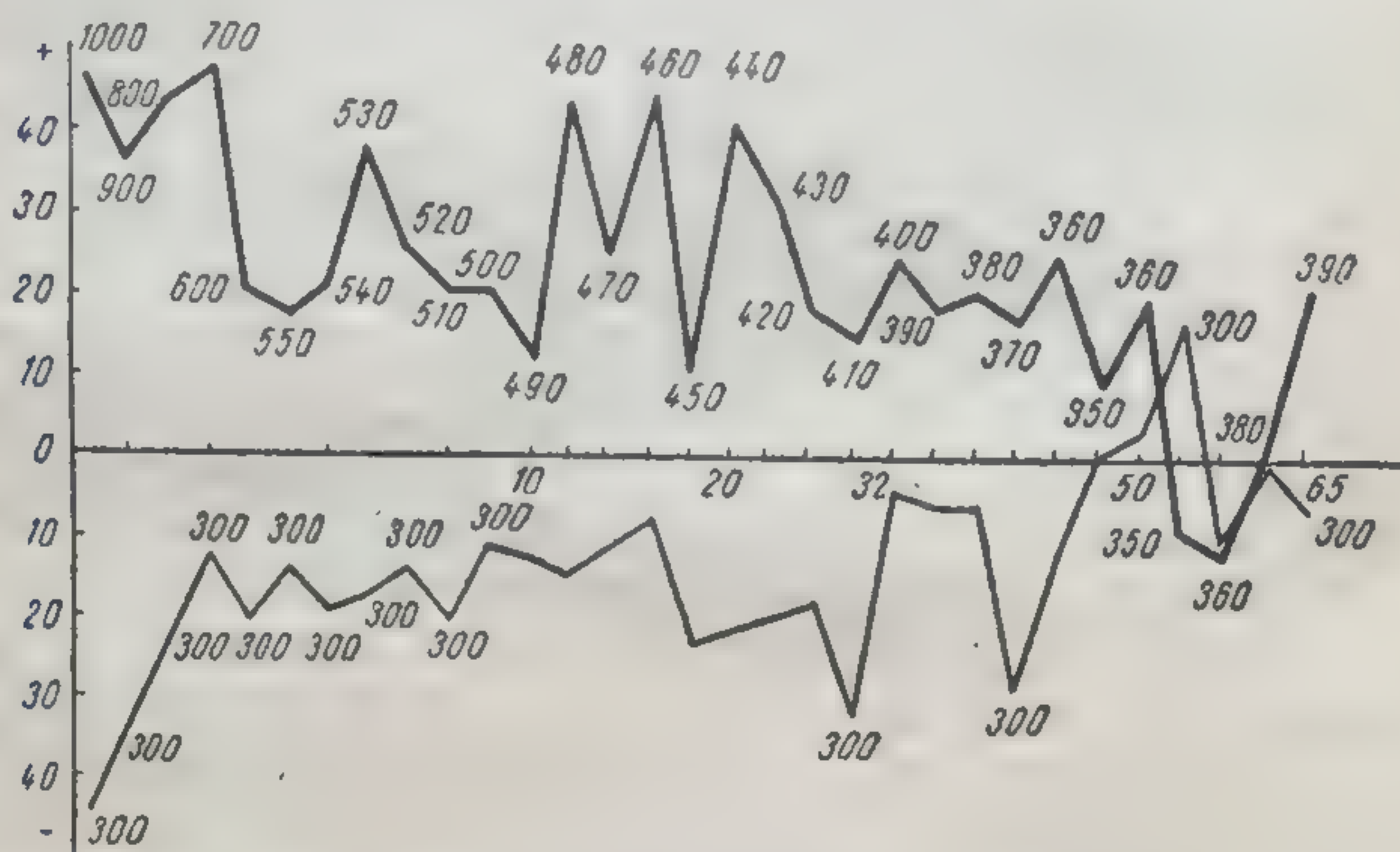


Рис. 15. Образование дифференцировки у декортицированной кошки № 30 при постепенном сближении звуковой частоты условного сигнала (1000 гц), подкрепляемого пищей, к частоте условного сигнала (300 гц), подкрепляемого парами аммиака. Расстройство дифференцировки при сближении дифференцируемых звуков до комбинации 350—300 гц.

На оси абсцисс — опытные дни, на оси ординат — разница частот сердцебиений до и во время действия условных сигналов. Знак + означает учащение сердцебиения, знак — замедление сердцебиения. Верхняя кривая — ответная реакция на пищевой условный сигнал, нижняя — на аммиачный условный сигнал. Цифры по ходу кривых обозначают высоту тона в герц.

дражителями (пища, аммиак) можно объяснить возникновением концентрации возбуждения на применяемые условные раздражители (К. С. Абуладзе, 1951; М. И. Хананашвили, 1955). Трудно полагать, чтобы и в этих случаях при дифференцировании отсутствовали тормозные процессы. Но даже если этот вариант опытов и не доказывает развития в мозгу декортицированных животных процессов внутреннего торможения, то он остается интересным тем, что показывает способность этих животных к довольно тонкому дифференцированию простых звуков. Следует сказать, что в нашей же лабора-



тории Т. Е. Калининой (1942) в опытах на практически полностью декортицированных животных удавалось вырабатывать такие же по тонкости дифференцировки на различные тона классическим методом, т. е. при неподкреплении одного из сигналов.

Т. Е. Калинина (1961) подтвердила факты В. А. Сосенкова. Три кошки, практически лишенные всего неокортекса, дифференцировали подкрепляемый пищей тон 1000 гц от неподкрепляемого тона 750 гц, а две другие — 1000 от 800—840 гц. По данным Т. Е. Калининой (1962), полученным в аналогичных экспериментах, но с нормальными кошками, последние дифференцируют тоны, сближенные до 850—900 и 1000 гц.

Таким образом, из экспериментальных результатов вытекает, что у декортицированных кошек способность к дифференцированию тонов различной высоты лишь незначительно снижена по сравнению с нормальными кошками. Однако следует отметить, что достигается это у оперированных животных с гораздо большим трудом. Описанные исследования дают возможность сделать вывод, что лишение коры полушарий животных в большей степени отражается на дифференцировании ритмических раздражений, чем на дифференцировании тоновых раздражений. Первые из них, по-видимому, более сложны, чем вторые, поскольку здесь имеет значение, помимо звука, частота прерывания его, т. е. время

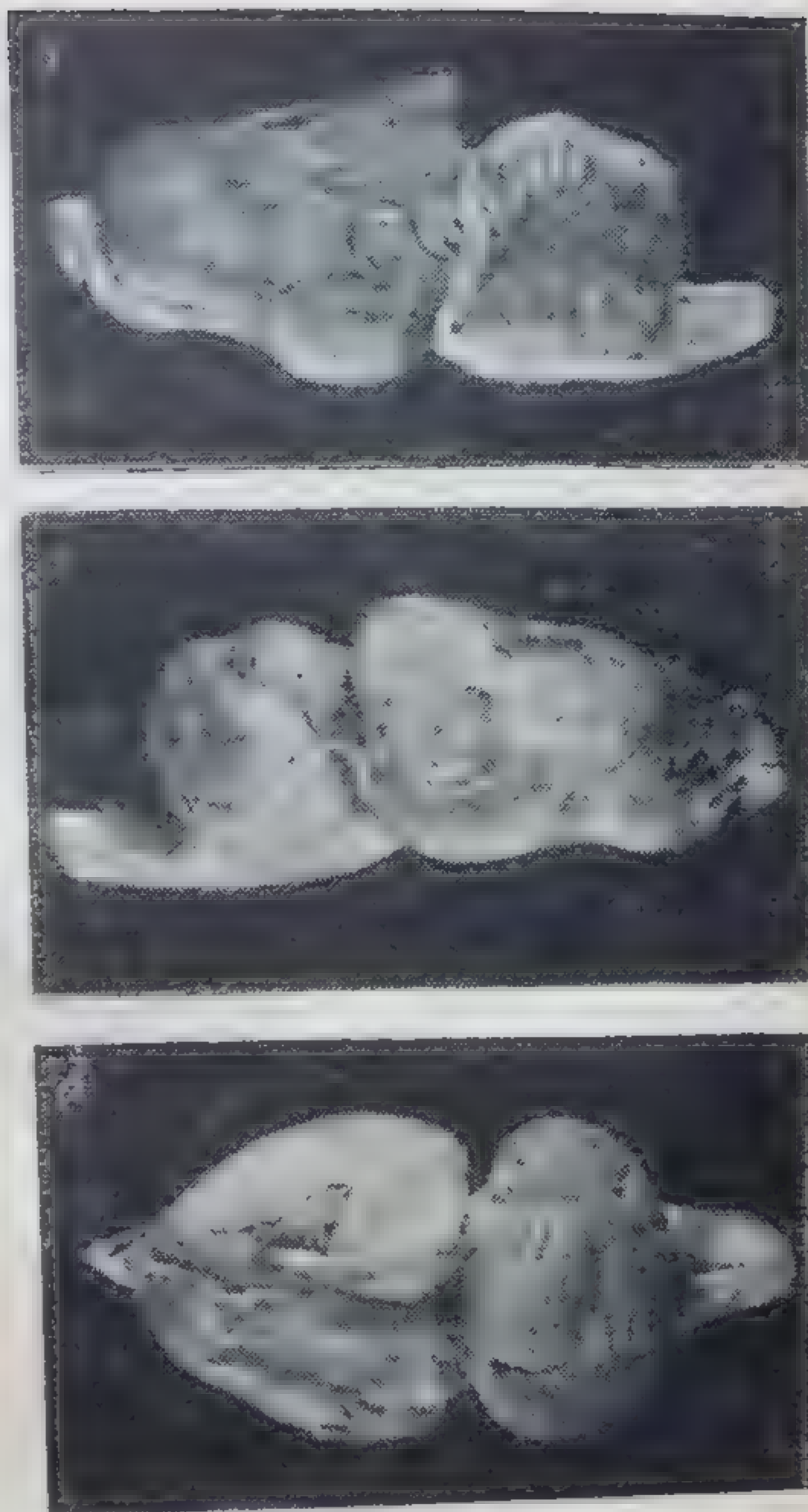


Рис. 16. Мозг кошки № 30 после удаления коры больших полушарий.

а—слева; б—справа; в—сверху. Полушария покрыты рубцовой тканью.



менный фактор. Отсюда можно понять бóльшую роль в анализе этих раздражений коры полушарий.

Итак, условнорефлекторный анализ простых звуковых раздражений у животных в значительной мере может осуществляться подкорковыми структурами (внутреннее коленчатое тело, заднее двухолмие). В пользу этого указывают и исследования других авторов. Так, в многочисленных экспериментах с удалением у животных не только слуховой коры, но и более обширных ее областей [Бутлер и др. (R. Butler, 1957), Тунтури (A. Tunturi, 1955), Томпсон (R. Thompson, 1960) и др.] показано, что при этом страдают определенные стороны звукового анализа, однако дифференцировка простых тонов и даже интенсивности звука при этом сохраняются. На основании исследований, проведенных на собаках, Т. А. Меринг (1961) также приходит к заключению, что условнорефлекторный анализ звуковых раздражителей может происходить не только в коре, но и в нижележащих уровнях центральной нервной системы. М. Е. Афанасьев (1946) сообщает, что ему удавалось отмечать дифференцирование музыкальных тонов у 3 собак, полностью лишенных больших полушарий. У таких животных были выработаны на ре и ля двигательные пищевые рефлексы, на тон до — двигательный оборонительный рефлекс. Если до и ре собаки не могли различать, то до и ля, ре и ля — дифференцировали.

Кацуки (Y. Katsuki, 1959) регистрировал электрические реакции одиночных нейронов на различных уровнях слухового тракта (слухового нерва, дорсального и вентрального кохлеарного ядра, трапецевидного тела, внутреннего коленчатого тела, а также на уровне коры больших полушарий) при раздражении кошек тонами от 30 до 20 000 гц. Наиболее узкая область ответов одиночного слухового нейрона была обнаружена в коленчатом теле, на уровне коры она оказалась значительно более широкой. На основании этого автор пришел к заключению, что анализ звука завершается в области коленчатого тела.

Сделанные выводы, конечно, не относятся к анализу сложных, комплексных раздражений, которые, как показано еще в лаборатории И. П. Павлова (1927), не могут осуществляться при отсутствии корковых слухо-



вых проекционных областей. По-видимому, значение коры полушарий в слуховой функции организма заключается главным образом в анализе и синтезе сложных компонентов звуковых раздражений.

Дифференцирование световых раздражителей. Хотя кортиколизация зрительных функций выражена у кошек в значительно большей степени, чем кортиколизация слуховых функций, все же у декортицированных животных остается восприятие света. Основываясь на этом, мы пытались образовать у них световые дифференцировки (Н. Ю. Беленков, 1950а, 1950б, 1954).

В опытах с котом № 6 условным подкрепляемым пищей сигналом являлся непрерывный свет (электрическая лампа, подвешенная в экспериментальной клетке на расстоянии 1 м от пола), а неподкрепляемым — свет, прерывающий 1 раз в секунду. Кот находился в камере с установленным в ней проходом, в которой у животного ранее был выработан условный рефлекс на попадание в проход, ведущий к кормушке, при действии непрерывного света.

В начале этих опытов и положительный, и отрицательный световые сигналы вызывали активную двигательную пищевую реакцию, которая завершалась подходом животного к месту кормления. Через 5 дней начали появляться и тормозные реакции, но они отмечались как при действии отрицательного сигнала, так и положительного; наблюдались беспорядочные ответы животных на раздражители. Однако в дальнейшем положительный сигнал перестал вызывать тормозную реакцию, а отрицательный, хотя и приводил к двигательному пищевому ответу, но этот ответ был выражен значительно слабее, чем при действии подкрепляемого сигнала. Более полно отдифференцировать эти два световых раздражителя не удалось.

Аналогичную картину нервной деятельности при образовании дифференцировки на прерывистый и непрерывный свет мы наблюдали и у декортицированного кота № 9. В опытах с этим животным прерывистый свет являлся положительным сигналом, а непрерывный — отрицательным. В остальных условиях экспериментов были теми, что и в опытах с предыдущим котом. И здесь в начале опытов оба сигнала вызывали пищевую двига-



тельную реакцию. В следующий период появились признаки торможения двигательной реакции при действии отрицательного раздражителя, но они имели место и при действии подкрепляемого сигнала. В дальнейшем это явление исчезло, а торможение на отрицательный условный раздражитель усилилось. Из протокола 13 дня опытов, приводимого ниже, можно видеть, что при применении неподкрепляемого дифференцировочного сигнала латентный период двигательной реакции был в большинстве случаев увеличен; было увеличено также и время попадания животного в проход. Опыт показывает, кроме того, что в одном случае при включении отрицательного раздражителя кот, начав свои движения, затем приостановил их и в проход не пошел, в другом случае этот раздражитель совсем не вызвал у него двигательной реакции.

Кот № 9 15/VII 1948 г. Пищевой условный рефлекс. Свет прерывистый подкрепляется пищей, свет непрерывный (30 секунд) не подкрепляется. В клетке установлен проход, ведущий к кормушке.

| Время | Раздражитель     | Порядковый номер применения раздражителя | Латентный период (в сек.) | Время от начала двигательной реакции до момента попадания животного в проход (в сек.) |
|-------|------------------|------------------------------------------|---------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------|
| 10.45 | Свет непрерывный | 87                                       | 12                        | 7                                                                                     |
| 10.52 | Свет прерывистый | 133                                      | 5                         | 5                                                                                     |
| 10.59 | Свет непрерывный | 88                                       | 8                         | 3                                                                                     |
| 11.10 | Свет прерывистый | 134                                      | 3                         | 3                                                                                     |
| 11.20 | Свет непрерывный | 89                                       | 4                         | 17                                                                                    |
| 11.27 | Свет непрерывный | 90                                       | 12                        | 0                                                                                     |
| 11.34 | Свет прерывистый | 135                                      | 3                         | 4                                                                                     |
| 11.42 | Свет непрерывный | 91                                       | 10                        | 12                                                                                    |
| 11.50 | Свет непрерывный | 92                                       | 0                         | 0                                                                                     |
| 11.58 | Свет прерывистый | 136                                      | 6                         | 10                                                                                    |
| 12.04 | Свет непрерывный | 93                                       | 9                         | 26                                                                                    |

Дальнейшая работа с котом № 9 не изменила общей картины реакции животного на дифференцируемые раздражители. Поставленный на первом месте в опыте отрицательный дифференцировочный сигнал никогда не сопровождался полным отсутствием двигательной реакции животного. Полное торможение наблюдалось только в том случае, если тормозные сигналы следовали подряд один за другим.



Суммация и сохранение следов торможения наглядно проявлялось у всех наших бескорковых животных. Это наблюдалось не только в ярко выраженных явлениях последовательного торможения, но и в определенном снижении интенсивности двигательной ответной реакции животного на положительный сигнал, когда перед применением его животное раздражалось тормозным раздражителем. Так, в тех случаях, когда дача положительного сигнала предшествовала даче тормозного сигнала, на этот положительный сигнал животные отвечали с большим латентным периодом и попадали в проход за больший интервал времени, чем тогда, когда такие тормозные раздражения в опыте отсутствовали.

Таким образом, в опытах с декортицированными кошками нам не удалось достигнуть полной дифференцировки прерывистого и непрерывного света. Полученные результаты позволяют считать, что у кошек была образована только частичная дифференцировка.

Что касается попытки образовать у декортицированных кошек дифференцировку на различные интенсивности света, то она окончилась полностью отрицательными результатами. В опытах, поставленных по этому поводу с котом № 6, в экспериментальной клетке было подвешено две электрические лампы, свет одной из них мощностью 100 вт являлся положительным сигналом и регулярно подкреплялся пищей, а свет другой лампы мощностью 25 вт — неподкрепляемым раздражителем. Эксперименты проходили в обычных условиях, в клетке с установленным в ней проходом. В этой серии опытов в течение 2,5 недель было дано 85 раздражений отрицательным сигналом и столько же раздражений положительным. При этом никаких признаков различения котом № 6 разных интенсивностей света обнаружено не было.

Итак, из опытов с образованием дифференцировок на световые раздражения следует, что зрительный анализ у декортицированных кошек крайне примитивен и скорее всего такие животные обладают возможностью отличать лишь свет от темноты.

Проблема физиологической природы внутреннего торможения до настоящего времени во многом продолжает оставаться не разрешенной (П. С. Купалов, 1955; П. К. Анохин, 1958, и др.). Среди спорных вопросов



этой сложной проблемы высшей нервной деятельности меньше других подвергается разработке вопрос о мозговых структурах, связанных с осуществлением внутреннего торможения. Это, по-видимому, объясняется тем, что представление об исключительной локализации процессов внутреннего торможения в коре больших полушарий прочно укрепились во мнениях многих исследователей. Однако, как показывают опыты с декортицированными животными, элементарные отрицательные условные рефлекс образуются и в отсутствии коры больших полушарий. Как видно, условные рефлекс, выработанные у бескорковых животных, подвергаются угашению с последующим восстановлением; у таких животных образуются определенные дифференцировки. Следовательно, процессы внутреннего торможения развиваются не только в корковых образованиях.

Эти исследования дают право сделать важное заключение, что кора полушарий придает процессам внутреннего торможения особые качества, которые отсутствуют в нервной деятельности декортицированных животных. Внутреннее торможение в жизнедеятельности нормального животного позволяет ему приспособливаться к изменяющимся условиям существования. Оно быстро возникает и быстро исчезает. Это свойство в значительной степени отсутствует в нервной системе декортицированных животных; угасательное торможение развивается у них с трудом, в течение более или менее длительного периода, а дифференцировки, если и образуются, то только после длительной тренировки, не говоря уже о том, что возможны они у таких животных только на относительно простые раздражители. Что касается таких форм торможения, как условный тормоз и запаздывающее торможение, то мы не располагаем пока данными, говорящими о возможности их выработки у декортицированных животных.

Л. Г. Воронин (1957) пишет: «Чем более развита нервная система животных, тем выше подвижность процессов возбуждения и торможения, тем быстрее осуществляется тренируемость ее и тем больше устойчивость нервной системы к частым и резким переменам внешних воздействий». Такое представление гармонирует с нашим заключением об особенностях нервной деятельности декортицированных животных. С известным основа-

нием энце  
ствы нм  
полушарий.  
Если у т  
имеется кор  
работывается  
(Д. А. Бирк  
следует счита  
в процессе эв  
рий последняя  
роль в осущ  
жения.



нием она может быть сравнима с нервной деятельностью низших животных, не обладающих корой больших полушарий.

Если у таких позвоночных животных, у которых не имеется коры полушарий (рыбы, рептилии и др.) вырабатываются различные виды условного торможения (Д. А. Бирюков, 1951; Л. Г. Воронин, 1957, и др.), то следует считать, что эти свойства подкорки не исчезли в процессе эволюции, хотя при развитии коры полушарий последняя и взяла на себя исключительно важную роль в осуществлении процессов внутреннего торможения.



## МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ МОЗГА ДЕКОРТИЦИРОВАННЫХ ЖИВОТНЫХ

Микроскопические исследования мозга животных, подвергшихся удалению коры больших полушарий и затем находившихся в экспериментах, преследуют цель не только установления размеров корковой экстирпации и возможных других повреждений мозга, но и определения областей распространения вторичных изменений как в коре, так и в подкорковых структурах. Эти морфологические данные являются важными и даже необходимыми при интерпретации получаемых физиологических фактов. Произведенные исследования преследовали следующие задачи: а) установить объем экстирпации неокортекса и те цитологические изменения, которые имели место в остатках неудаленной коры, б) установить морфологическое состояние и изменения клеточных структур подкорковых нервных образований, в) изучить миелоархитектонические изменения в оставшемся мозгу и, наконец, г) установить общие закономерности изменения мозга кошек после удаления у них неокортекса.

Было изучено восемь остатков мозга декортицированных животных, пять из них изучались научным сотрудником Физиологического отдела имени И. П. Павлова Института экспериментальной медицины (Ленинград) Е. С. Павлович (материалы, полученные ею, и составляют основное содержание настоящей главы), три мозга исследовались ассистентом кафедры нормальной физиологии Горьковского медицинского института В. А. Сосенковым под руководством О. С. Адрианова (Институт мозга АМН СССР, Москва).

Рис. 17. Гр.  
кошек

А — кот № 6, Б —  
кошки. Черн.  
шарая кора, не

Вскрыт  
всех кошек  
патологоан  
выми. Бел  
окортекса  
ностью не  
ние боков  
оставалос  
заполнял  
рии в бо  
направлен  
Система  
но и опер  
ного орга



Исследуемые животные жили после двухмоментной экстирпации коры полушарий от 3 месяцев до 3,5 лет. Часть из них была умерщвлена искусственно, другая часть погибла от различных причин.

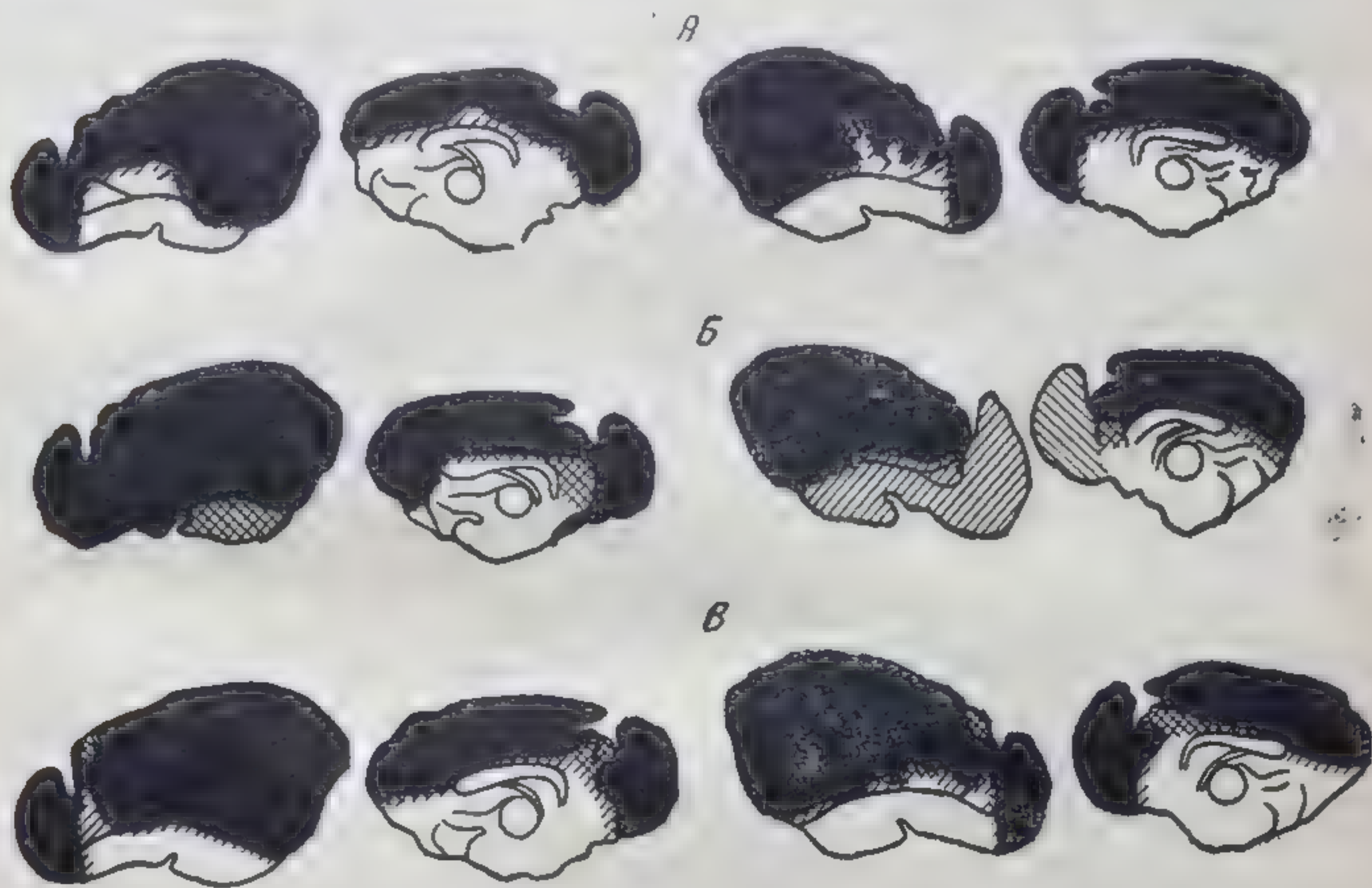


Рис. 17. Границы экстирпации и повреждения коры полушарий у кошек (по результатам микроскопических исследований).  
А—кот № 6, Б—кот № 4, В—кот № 9. Слева—левое полушарие, справа—правое полушарие. Черным обозначена экстирпированная кора, двойной штриховкой—оставшаяся кора, но подвергшаяся полному перерождению, простой штриховкой—кора, цитоархитектонически измененная частично.

Вскрытие черепной полости показало, что почти у всех кошек, несмотря на неодинаковые сроки жизни, патологоанатомические изменения оказались одинаковыми. Белое вещество, которое после экстирпации неокортекса оставалось на поверхности полушарий, полностью исчезало, в связи с чем происходило разрушение боковых желудочков мозга. Пространство, которое оставалось на месте рассосавшегося белого вещества, заполнялось ликвором, превращаясь в каждом полушарии в большую цистерну, переходившую в базальном направлении в уцелевшие отделы мозговых желудочков. Система ликворообращения перестраивалась симметрично и оперированный мозг приобретал форму своеобразного органа (Е. С. Павлович, 1955).



Исследования установили, что объем удаленной коры при наших операциях всегда был приблизительно одинаков, и если неокортекс экстирпировался без первичных повреждений подкорковых образований, то гистологические изменения в оставшемся мозгу кошек оказывались более или менее сходными. Поэтому мы приводим здесь описание микроскопического изучения мозга лишь четырех экспериментальных животных, в котором внимание было уделено как исследованию миелоархитектонической картины, так и цитоархитектонической.

Кот № 9. После докорткации жил  $2\frac{1}{2}$  года. Умерщвлен искусственно. Общая схема границ экстирпации и повреждений коры больших полушарий представлены на рис. 17. Большая часть горизонтальных срезов мозга этого кота была окрашена по методу Кульчицкого—Вольтерса, другая — по ван Гизону и Маллори.

На наиболее дорсальных уровнях остались неуда-  
ленными лишь участки круциатных извилин, утратив-  
ших связи с расположенными ниже частями мозга. Эти участки не содержат в себе миелинизированных во-  
локон. Сплошной демиелинизации подверглись и волок-  
на мозолистого тела. Частично уцелели на этих уровнях  
лишь ассоциативные системы лимбической области и  
связи аммоновых рогов с задними ножками свода.

На срезах, проведенных на уровне самых дорсаль-  
ных отделов наружного коленчатого тела и таламуса,  
видна резко расширенная полость дорсального выступа  
бокового желудочка, заполненная тяжами соединитель-  
ной ткани, среди которых находятся указанные выше  
образования. Микроскопические изменения в последних  
оказались, однако, неоднородными: в наружном колен-  
чатом теле видны уцелевшие волокна, формирующие  
слои, таламус на этом уровне превращен в глиозный  
рубец.

На рис. 18 воспроизведен<sup>1</sup> срез на уровне средних  
этажей наружных коленчатых тел (CgI), дорсальных  
отделов хвостатого тела (Nc). Уцелевшие на данных  
уровнях структуры подверглись значительному смеще-  
нию, а мозговые желудочки — расширению и деформации.

<sup>1</sup> Рисунки, приводящиеся в этой главе, выполнены Е. С. Пав-  
лович.



Весь неокортекс удален, если не считать небольшого участка его в латеральном отделе правого полушария и мелких резко деформированных кусочков, примыкающих к левой извилине свода (Gf). Участок неокортекса в правом полушарии является «дорсальным выступом»

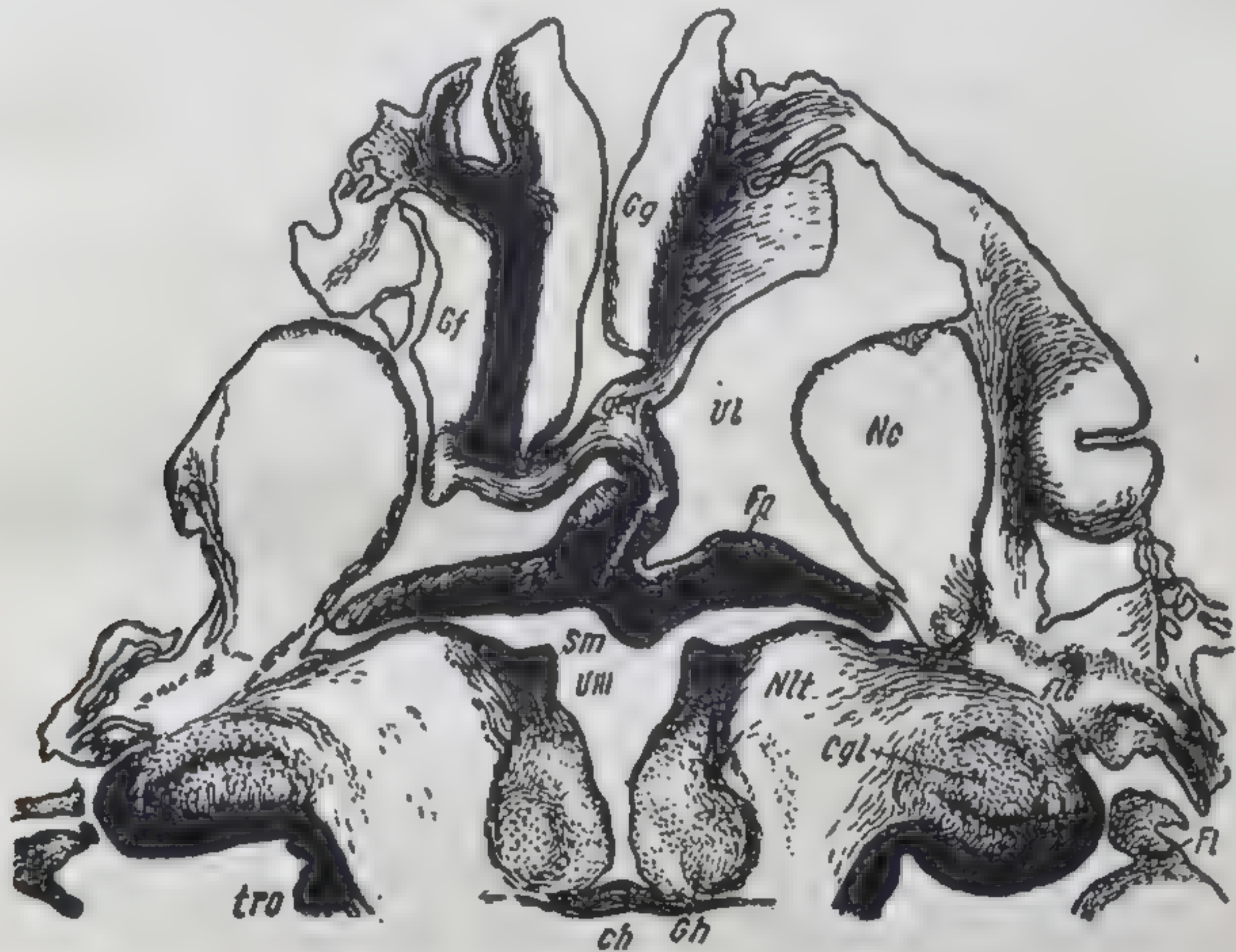


Рис. 18. Пояснение в тексте.

неудаленного слоя коры, расположенного в базальных отделах латеральной поверхности правого полушария. Те миелинизированные волокна, которые представлены на рисунке в виде потока лонгитудинально протягивающихся проводников, расположенных латеральнее хвостатого тела, относятся к частично уцелевшим связям неудаленной коры правого полушария. Белое вещество остатков извилин лимбической области GFGg окрашено очень интенсивно. В белом веществе, формируемом из волокон мозолистого тела, можно обнаружить миелинизированные проводники. Эти уцелевшие волокна мозолистого тела поступают в него из corpus pellucidum.

При рассмотрении окципитальных отделов глубокого белого вещества полушарий видно, что в пределах последнего осталась частично миелинизированной лишь та система (flc), которая протягивается между дорсальным полюсом путамен и хвостатым ядром. В левом по-



лушарии эта система представлена лишь единичными пучками. Как волокна пирамидной системы, так и волокна последнего чувствительного нейрона, протягивающегося от латерального ядра таламуса к коре, с обеих сторон оказались демиелинизированными.

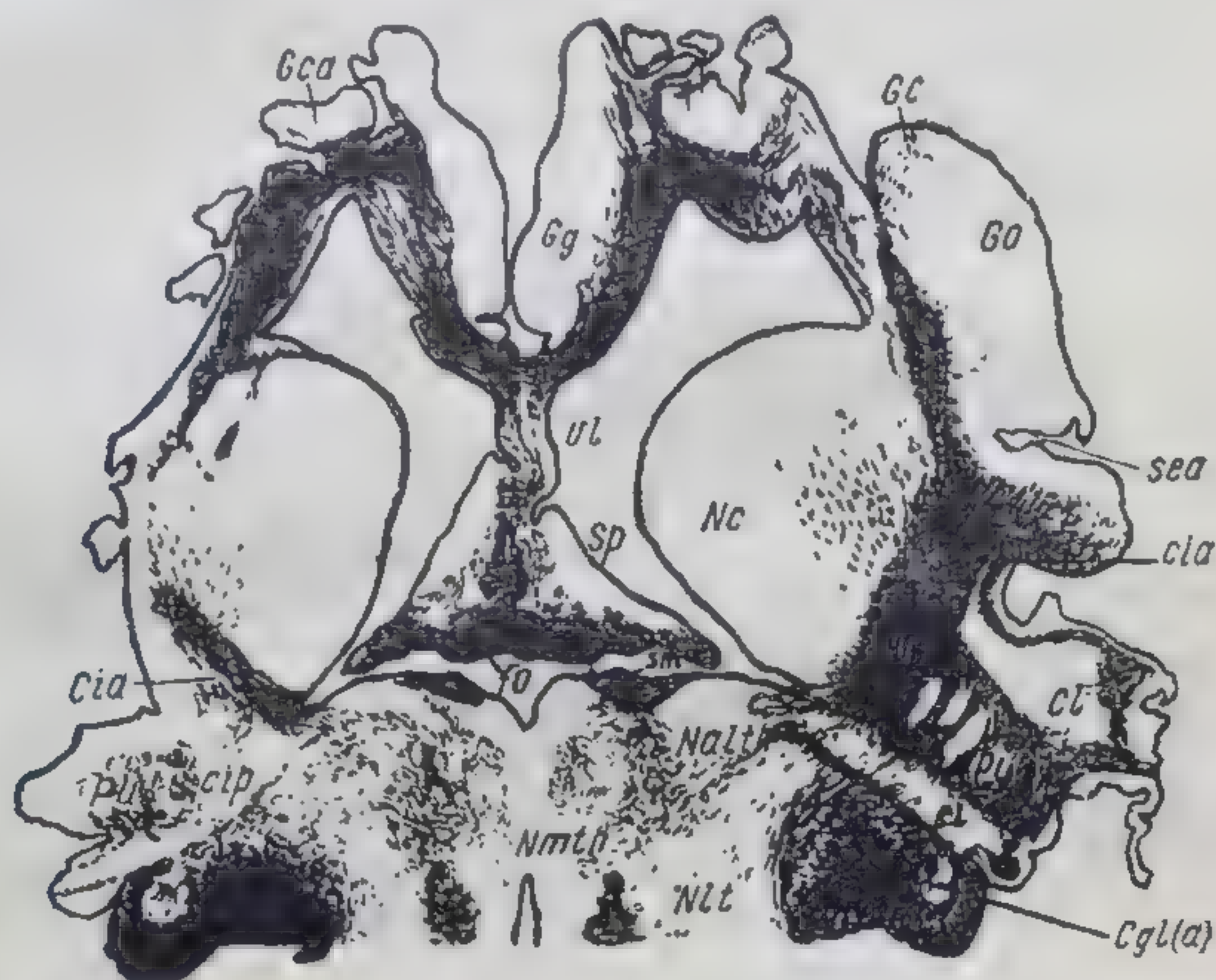


Рис. 19. Пояснение в тексте.

Содержащийся внутри подкорковых образований миелин окрашен на этих уровнях в тусклый серый цвет. В наружном коленчатом теле (GgI) сплетение волокон менее густое, чем в норме, а сформированные ими слои выражены недостаточно рельефно. Волокна зрительного тракта (tro) расположены менее компактно, чем в норме, но в основном имеют интенсивную окраску. В таламусе представлены лишь длинные пересекающие его волокна.

На рис. 19 воспроизведен срез на уровне дорсальных отделов путамен (Pu). Здесь видно, что в правом полушарии остался неудаленный слой коры, относящийся к орбитальной извилине (Go), примыкающим к ней частям коронарной извилины (Gc) и передней эктосильвиевой (Sea) извилинам. С обеих сторон в оральных частях полушарий уцелели лишь отдельные мелкие кусочки коры.



На рассматриваемом уровне видны следующие частично уцелевшие системы: 1. Система, протягивающаяся между остатками коры лобной доли и оральным ядром латерального отдела таламуса. Этот фронто-таламический пучок пронизывает на своем пути хвостатое ядро (см. левую половину рисунка). 2. В правом полушарии представлены связи, протягивающиеся между уцелевшей на латеральной поверхности корой и таламусом, а возможно, и дорсальными отделами чечевицеобразного ядра. 3. Системы, протягивающиеся внутри колена мозолистого тела. Значительная часть миелинизированных волокон поступает в последнее из *corpus pellucidum*. Препараты дают основание полагать, что многие из уцелевших волокон мозолистого тела связаны с хвостатыми ядрами. 4. Короткие, пересекающие переднее бедро, системы, протягивающиеся между ядрами полосатого тела.

Число миелинизированных волокон, находящихся внутри таламуса и наружных коленчатых тел, увеличилось по сравнению с таковыми на более дорсальных срезах. Сплетения волокон по-прежнему отсутствуют лишь в латеральных отделах таламуса. При рассмотрении рис. 19 мы видим, что пучок волокон, возникающих из базальных отделов наружного коленчатого тела и протягивающийся вдоль латерального края таламуса, сохранил большое число миелинизированных волокон, особенно справа. Волокна, которые огибают наружное коленчатое тело с его оральной поверхности, возникают из внутреннего коленчатого тела (на рис. 19 не изображено), хорошо сохранившегося в своих базальных отделах.

К структурам, которые появляются на данных уровнях, относятся остатки обеих рогов и наиболее дорсально расположенные волокна кортико-стрио-паллидонигрального пути. В нем число демиелинизированных волокон, протягивающихся внутри ядер полосатого тела, паллидума и эндопедункулярного ядра, оказалось весьма значительным. Особенно пострадали системы, расположенные в ядрах полосатого тела. Одной из причин столь значительной демиелинизации волокон рассматриваемого пути является, по всей вероятности, повреждение рогов, от коры которой возникает большое количество проводников, погружающихся в ядра полосатого



тела. Относительно сохранными остались филогенетически более древние системы, расположенные в окципитальных частях путамен и паллидума.

Волокна пирамидной системы, как уже указывалось выше, оказались целиком демиелинизированными.

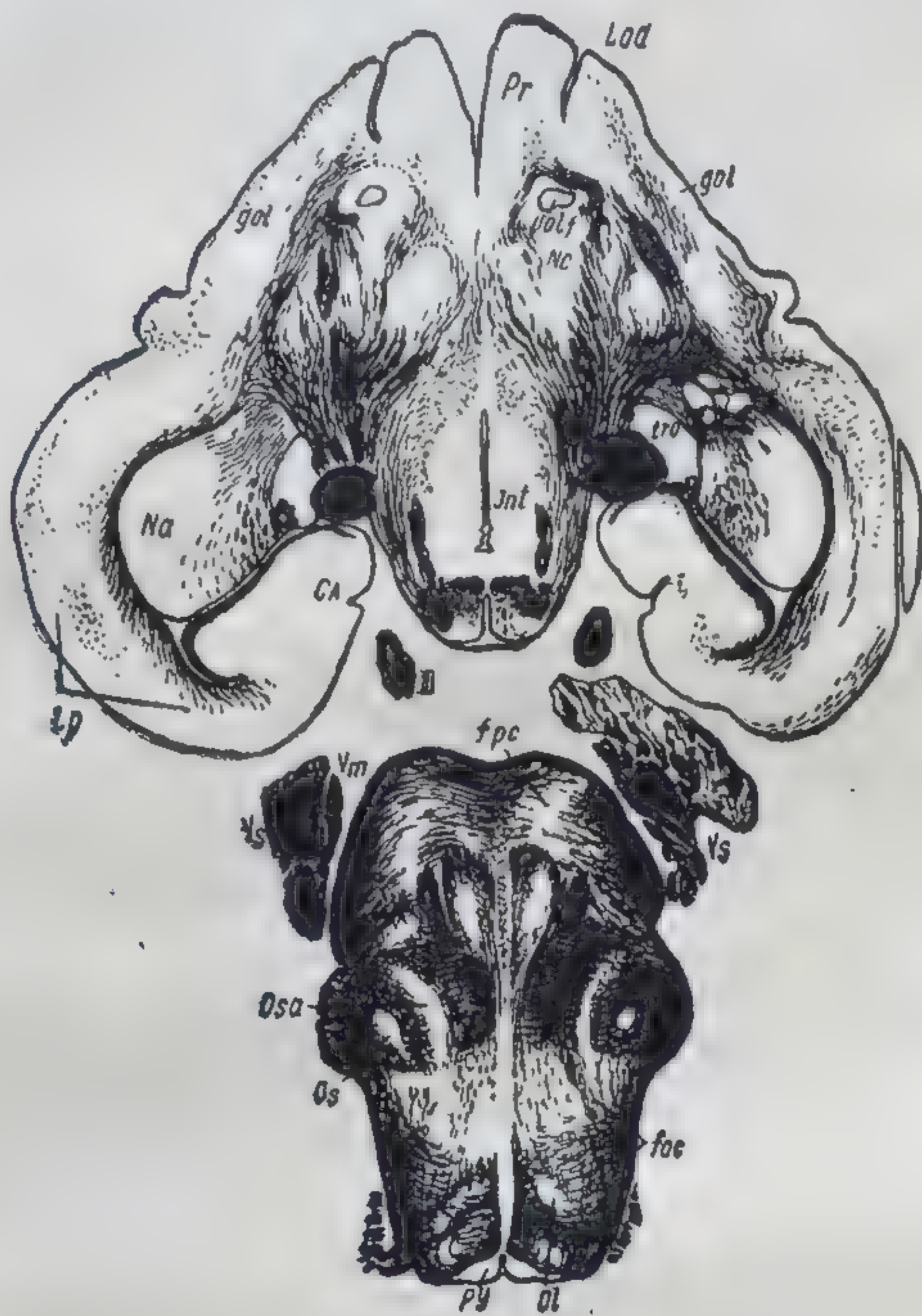


Рис. 20. Пояснение в тексте.

Данные, полученные при рассмотрении препаратов мозга кота № 9, окрашенных по методам ван Гизона и Маллори, показали, что в тех остатках коры, которые остались неразобщенными с палео- и архикортексом и которые сохранили близкую к норме миелоархитектонику, грубых цитоархитектонических изменений не обнаруживается. Что же касается неудаленных участков круциатных извилин, которые были разобщены с указанными выше нервными образованиями, то в них от-



мечается полная гибель клеток с последующим замещением глиозной тканью.

Вторичные изменения, заключающиеся в гибели клеток, отмечены в некоторых отделах таламуса (пульвинар, переднее ядро, часть латерального ядра). В наружном коленчатом теле цитоархитектонически сохранным осталось его добавочное ядро. Гибель элементов в главном ядре представлена на всем его протяжении. Уцелевшие клетки формируют слои, которые, однако, значительно уже, чем в норме. Во внутреннем коленчатом теле базальные его отделы цитоархитектонически остались сохранными. В ядрах полосатого тела, паллидуме, эндопедункулярном ядре выраженных вторичных изменений цитоархитектонического порядка обнаружить не удалось.

На рис. 20 представлен срез, произведенный на уровне базальных этажей полушарий головного мозга и мозгового ствола на уровне основания моста. Рис. 20 показывает отсутствие обонятельных луковиц (они дополнительно к неокортексу были удалены через 2 года после удаления неокортекса) и первичное повреждение ретробульбарной коры. Слой белого вещества, расположенный на периферии коры латеральной обонятельной извилины (gol), менее массивен, чем в норме. По мере приближения к грушевидной дольке (Lp) число миелинизированных волокон в этом слое прибывает.

На данном уровне видны самые базальные отделы хвостатых тел (Nc), которые в вентральном направлении переходят непосредственно в обонятельные бугорки. Между корой латеральной обонятельной извилины, обонятельными бугорками, с одной стороны, и маммиллярными тельцами — с другой, сохранились мощные связи. На уровнях более дорсальных в значительной мере уцелели те волокна, которые, вероятно, связывают кору обонятельного мозга с ядрами гипоталамической области, а возможно, и с ядрами мозгового ствола.

Как видно из рис. 20, пирамидная система (Py) целиком демиелинизирована. Структуры мозгового ствола, как это отчасти видно на данном рисунке, в основном остались сохранными.

Кот № 6. Границы экстирпации и повреждения коры полушарий приведены на рис. 17. Большая часть препаратов была окрашена по методу Ниссля. Небольшое



количество срезов изготовлено по способам ван Гизона и Маллори. При изучении мозга этой кошки основное внимание было сосредоточено на изменениях цитоархитектонического порядка.

Общая поверхность удаленной коры оказалась большей, чем у других декортицированных кошек. Слева неудаленная кора представлена в виде одного участка, который на всем протяжении сохранил непосредственный переход в архикортекс. Кора эта соответствует базальным отделам 8, 6, 4, 4<sup>в</sup> поля, а также включает в себя несколько полей, относящихся к «промежуточной» коре. В правом полушарии остатки неокортекса, принадлежащие к 8, 6, 4 и 4<sup>в</sup> полям, представлены в виде отдельных, разобщенных друг от друга фрагментов. Лишь непосредственно дорсальной ринальной борозды неудаленная кора формирует непрерывный слой. Остатки неокортекса, соответствующие базальным отделам 52 поля, оказались почти целиком разрушенными массивным очагом кровоизлияния.

Микроскопическое исследование неудаленной коры дает основание прийти к следующим заключениям. Резко выраженным цитоархитектоническим изменениям (гибель значительного числа клеток, атрофически-дегенеративные изменения в оставшихся неудаленных участках коры, нарушение слоистого строения коры) подверглась кора, расположенная смежно с границей экстирпации, а справа и в окружности очага кровоизлияния. Кора, расположенная на известном расстоянии от границ экстирпации и особенно принадлежащая к тем извилинам, белое вещество которых осталось интактным, подверглась лишь нерезко выраженным цитоархитектоническим изменениям (гетеропия, наличие одиночных более или менее измененных клеток, небольшая пролиферация ядерной глии). Остатки коры, расположенные на более дорсальных уровнях, подверглись большему изменению, чем таковые на базальных уровнях. Проллиферация ядерной глии выражена здесь значительно резче; среди уцелевших клеток встречаются деформированные, с нечеткими контурами.

Подкорковые образования афферентного порядка подверглись отчетливым вторичным изменениям. В таламусе эти изменения были сосредоточены главным образом в дорсально и латерально расположенных ядрах.

В гравитационном  
ядре, латеральном  
теральном уделе  
рального ядра  
клетки оказались  
шими и зо  
пролифератом  
глии. Цитоарх  
чески относите  
ранными оста  
динно и  
расположенные  
(рис. 21, а), бо  
вентрального  
в ядрах узде  
парагабеннуля  
изменения кле  
растание ядер  
оказались бол  
женными, чем  
ных уцелевших  
ламуса.  
Изменения  
него коленча  
очень напоми  
вые в таламу  
ная гибель кл  
следующим з  
глиозной тка  
ставлена в ср  
тела и внаибол  
В срединных у  
па измененных  
внутреннего  
количество п  
ное количество  
ствах; отмече  
которым под  
ные структур  
В наружном  
ется на протя  
ки располож



В пульвинаре, переднем ядре, латеральных  $\frac{2}{3}$  латерального ядра и в латеральном участке вентрального ядра почти все клетки оказались погибшими и замещенными пролифератом ядерной глиии. Цитоархитектонически относительно сохранными остались срединно и медиально расположенные ядра (рис. 21, а), большая часть вентрального ядра. Как в ядрах уздечки, так и парагабеннулярном ядре изменения клеток и разрастание ядерной глиии оказались более выраженными, чем в остальных уцелевших ядрах таламуса.

Изменения внутреннего коленчатого тела очень напоминают таковые в таламусе. Сплошная гибель клеток с последующим замещением глиозной тканью представлена в срединных этажах внутреннего коленчатого тела и в наиболее оральном участке его базальных этажей. В срединных уровнях отмечалась лишь небольшая группа измененных клеток (рис. 21, б). В базальных отделах внутреннего коленчатого тела сохранилось большое количество почти неизмененных клеток. Значительное количество клеток уцелело и в его дорсальных участках; отмеченные здесь изменения не превышают тех, которым подвергаются вообще дорсально расположенные структуры.

В наружном коленчатом теле выпадение клеток имеется на протяжении всего образования. Уцелевшие клетки расположены неровными слоями, а местами и со-

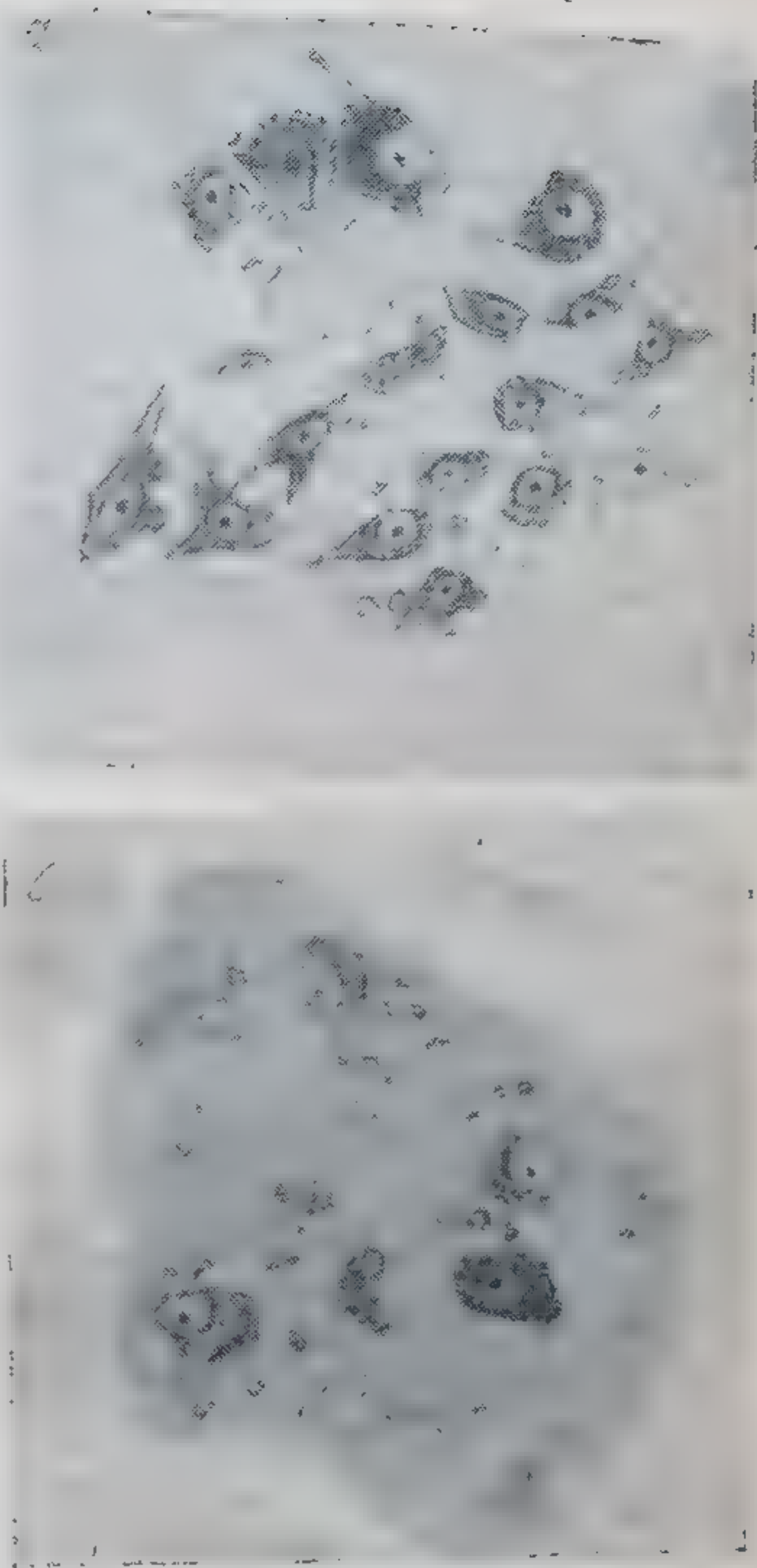


Рис. 21. Пояснение в тексте.



вершенно беспорядочно. Среди сохранившихся клеток встречаются лишь средние и мелкоклеточные элементы. Погибшие клетки замещены пролифератом ядерной глии, который особенно резко выражен на дорсальных уровнях. Замещению глиозной тканью подверглось и белое вещество, образованное волокнами последнего зрительного нейрона. В зрительном тракте, наоборот, глиозных элементов немного.

Добавочное ядро наружного коленчатого тела цитоархитектонически осталось сохранным. Почти все клетки этого ядра, как и подавляющее большинство уцелевших клеток главного ядра наружного коленчатого тела, имеют четко контурированное ядро с ядрышком и правильную форму тела клетки. Все указанные выше изменения в афферентных подкорковых образованиях представлены довольно симметрично.

Афферентные приборы, сосредоточенные в мозговом стволе, почти не пострадали; нерезко выраженным изменениям подверглись лишь клетки в дорсальных отделах переднего двухолмия и ядра заднего двухолмия.

В эфферентных подкорковых образованиях (полосатое тело, паллидум, эндопедункулярное ядро) и эфферентных ядрах мозгового ствола (черное вещество, льюисово тело) вторичных цитоархитектонических изменений обнаружить не удалось. Частичная гибель клеток в дорсальных отделах хвостатого тела, по-видимому, связана с операционной травмой, однако и в этих отделах, даже там, где ядра хвостатого тела обнажены от прилежащего к ним белого вещества, сохранилось большое количество как крупно-, так и мелкоклеточных элементов.

Сохранились ядра гипоталамической области, структуры мозгового ствола и мозжечок.

Кот № 4. Границы экстирпации и повреждения коры больших полушарий у этого кота представлены на рис. 17. Препараты были окрашены по методам: Ниссля, ван Гизона и Маллори. Некоторые препараты были окрашены нитрокармином.

Остатки мозга этого животного отличаются от других как наиболее полным удалением неокортекса, так и значительным повреждением подкорковых образований, их связей, а также и структур, относящихся к палео- и архикортексу. Грубые изменения в уцелевших структу-



рах были вызваны не только первичным повреждением их при операции, но и образованием полостей, которые, локализуясь в основном белом веществе полушарий, привели к нарушению связей между некоторыми подкорковыми образованиями.

Поверхность неудаленного неокортекса оказалась очень небольшой. Она представлена участком коры, окаймляющей глубокий отдел правой пресильвиевой борозды (поле 6) и разобщенной от этого участка кусочком коры правой рогоеа (поля 6, 8). Цитоархитектоника этих остатков коры осталась более или менее сохранной лишь в тех отделах, которые расположены смежно с промежуточной корой. Среди уцелевших клеток встречаются в значительной степени измененные элементы. В левом полушарии наблюдается отсутствие абсолютно всей коры; остатки коры генуальной извилины превратились в глиозный рубец.

Афферентные приборы межучточного мозга (таламус, коленчатые тела) на значительном дорсо-вентральном протяжении оказались изолированными от орально расположенных частей полушарий. С обеих сторон в белом веществе полушарий имеются полости, которые разрушили проводниковые связи, протягивающиеся между подкорковыми образованиями. Вторичным изменением, выразившимся в почти полной гибели нервных элементов, подверглись с обеих сторон: пульвинар, передние и латеральные ядра (в пределах последних уцелели лишь островки клеток). В относительно уцелевших базально расположенных частях таламуса, а справа и в его медиальных отделах, принадлежащих более дорсальным уровням, сохранилось большое число клеток, имеющих близкую к норме структуру.

Наружные коленчатые тела оказались изолированными от орально расположенных частей полушарий, благодаря образованию полостей, протягивающихся оральнее этих образований на всем их дорсо-вентральном протяжении. Уцелевшие в этих ядрах клетки располагаются слоями. Волокна зрительного тракта сохранили мякотную оболочку.

Во внутренних коленчатых телах почти полная гибель клеток отмечается в срединных этажах. Уцелевшие клетки в дорсальных отделах этих образований подверглись резко выраженной атрофии. Относительно со-



хранившие структуру клетки представлены лишь в базальных отделах внутренних коленчатых тел.

При рассмотрении волокон эфферентного порядка можно полагать, что непосредственное воздействие операционной травмы, нарушения крово- и ликворообращения играли большую роль в происхождении имеющихся в них изменений. Однако цитоархитектонические изменения в них нигде не достигают степени массовой гибели клеток. Из ядер полосатого тела слева оказались экстирпированными дорсальные отделы путамен, а дорсальный полюс хвостатого тела первично поврежденным. Мелкоклеточные элементы в ядрах полосатого тела сохранились лучше крупноклеточных. Менее интенсивно, но того же порядка изменения представлены в ряде клеток путамен, а также частично в паллидуме и эндопедункулярном ядре.

Частично сохранными остались пучки между уцелевшими подкорковыми образованиями и связывающими ядра полосатого тела. Возможно частично уцелели и таламо-лентиккулярные связи.

Волокна пирамидной системы и кортико-понтинных пучков целиком демиелинизированы и замещены глиозной тканью.

Структуры, относящиеся к палео- и археокортексу, подверглись тяжелым повреждениям. Слева обонятельная луковица, а также большая часть коры передней обонятельной доли и латеральной обонятельной извилины оказались экстирпированными. Справа эти структуры остались более или менее интактны. В обонятельной коре, как и в обонятельном бугорке уцелело большое количество относительно сохранных клеток. Часть волокон правого обонятельного тракта, заканчивающихся в коре обонятельной извилины, сохранили миелиновую оболочку.

Цитоархитектоника коры правой грушевидной доли значительно нарушена. В левом полушарии большая часть клеток в остатках пириформенной доли погибла. Резко выраженным изменениям подверглись аммоновы рога.

Ядра гипоталамической области и мамиллярных тел остались относительно сохранными.

У кошки № 30 неудаленными остались небольшие участки орбитальной извилины на границе с пресиль-

визой и пер-  
генуальной и  
ки поясной из-  
полоски коры  
на границе с  
коры сохрани-

Рис. 22. Ми-  
коры полу-

от границы э-  
нарушение с-  
глиозных эле-  
Весьма з-  
клетках. П-  
просветленн-  
стости и ва-  
мальными к-  
окрашенные  
гурацией (р-  
и орбиталь-  
микроскопи-  
очажки зап-  
ные клетки  
клеток наб-



вневой и передней ринальной бороздой, нижняя часть генуальной и отдельные сравнительно небольшие участки поясной извилины. С обеих сторон сохранились узкие полоски коры в области задних эктосильвиевых извилин на границе с ринальной бороздой (рис. 16). В остатках коры сохранилось расположение всех слоев, но вблизи

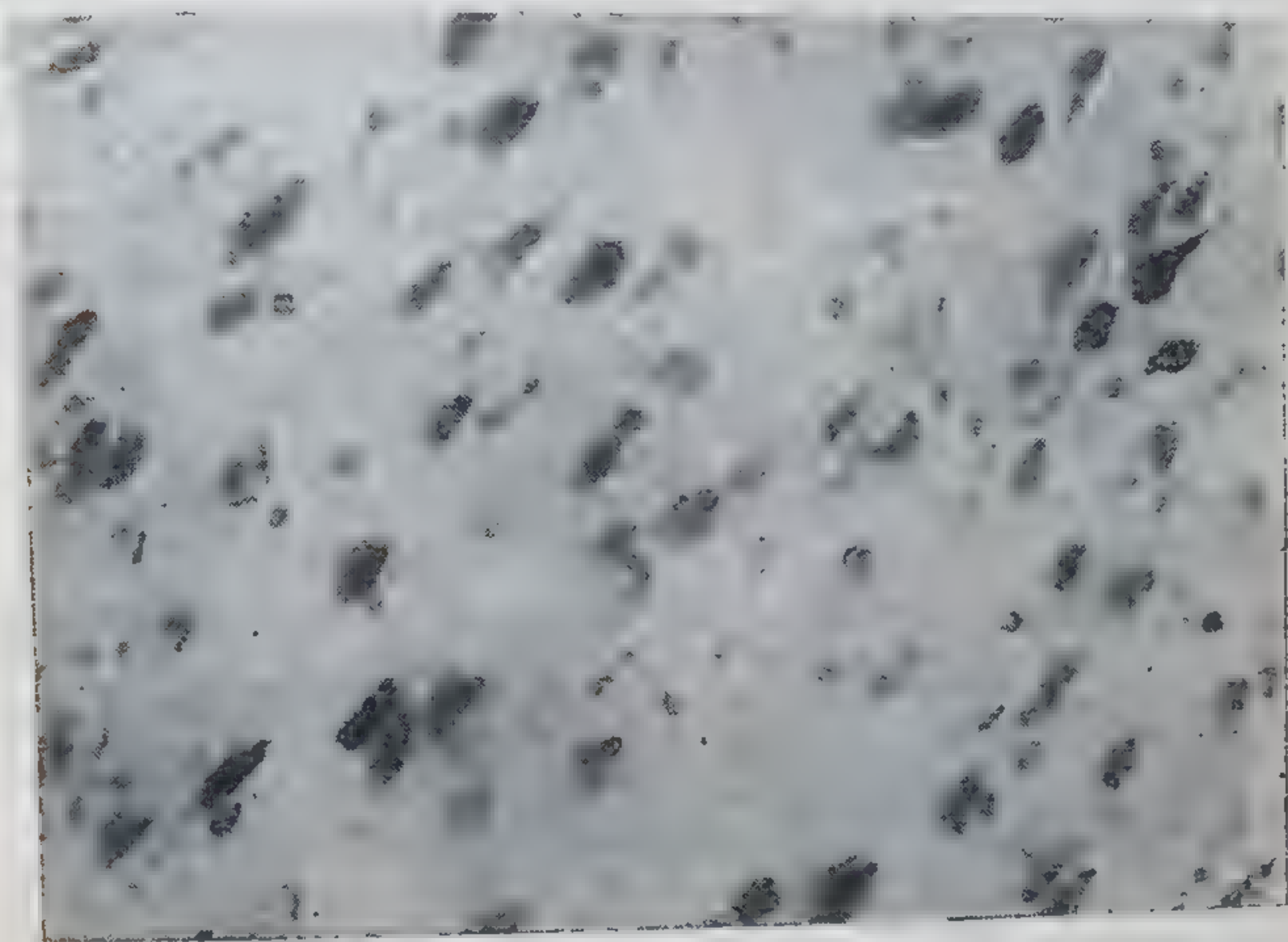


Рис. 22. Микрофотограмма оставшегося неудаленным участка коры полушарий. Увеличение 400X. Пояснение в тексте.

от границы экстирпированных участков можно отметить нарушение слоистости и значительную пролиферацию глиозных элементов.

Весьма заметные изменения наблюдаются в самих клетках. Подавляющее большинство клеток имеет просветленную структуру с распадом нислевской зернистости и вакуолизацией протоплазмы. Наряду с нормальными клетками встречаются гипер- и гипохромно-окрашенные клеточные структуры с измененной конфигурацией (рис. 22). Клетки остатков лимбической коры и орбитальных извилин патологически изменены. При микроскопировании этих участков можно заметить очажки запустения, в которых видны клетки-тени и бледные клетки с явлениями кариоцитоллиза. В нижних слоях клеток наблюдается ярко выраженная нейронофагия.



Подкорковые образования первично не пострадали. Незначительные вторичные изменения (некоторое разряжение клеточных элементов) наблюдаются в головке хвостатого тела. Корпус его существенно не изменен. Чечевидные ядра тоже не пострадали. Миндалевидные ядра выглядят сохранившимися.

Зрительные бугры подверглись значительным дегенеративным изменениям. Все ядра, за исключением ядер внутренней группы и средней линии, превратились в глиозный рубец. Ганглиозных клеток почти совершенно не видно. Единичные клеточные элементы выглядят бледноокрашенными. Центральные расположенные ядра находятся в лучшем состоянии, но среди клеток этих структур многие имеют распад тигроида и вакуолизацию протоплазмы. Коленчатые тела с обеих сторон оказались вовлеченными в глиозный рубец. В наружных коленчатых телах значительная часть ганглиозных элементов дегенерирована. В то же время в медиальных коленчатых телах, особенно в их базальных отделах, основная масса клеток сохранилась. Гипоталамическая область относительно сохранилась. Средний мозг не имеет существенных изменений.

На основании проведенных анатомо-гистологических исследований мозга кошек после удаления у них коры больших полушарий (неокортекса) представляется возможным сделать следующее суммарное заключение.

Кора больших полушарий. У всех кошек основная масса неокортекса была экстирпированной. Из неудаленных участков коры полушарий наиболее постоянно оставалась кора, относящаяся к рогоа и генуальной извилине (поля 6, 8, 12, 25). Имели место остатки коры, расположенные смежно с ринальной бороздой (поля 13, 14, 36), а также принадлежащие к тем извилинам, которые формируют базальный отдел латеральной поверхности полушарий (поля 4, 16, 4<sup>b</sup>, 52). Среди этих остатков коры в большинстве случаев наблюдались значительные цитологические изменения, выражавшиеся зачастую в полной гибели клеток, но встречались также более или менее сохранные участки. В пирамидном тракте наблюдалась абсолютно полная демиелинизация длинных систем. Даже в тех случаях, где имели место остатки коры, относящиеся к двигательной зоне (поля 4, 4<sup>b</sup>) и премоторной области (поле 6),

миелиниз  
пучка об  
поропонти  
числа мие  
Под  
нервных  
менения;  
действием  
менения в  
закономер  
Вторич  
лись в том  
группы кл  
грессирую  
всех клето  
том ядер  
дались ли  
го порядка  
жены: пере  
пульвинар  
Аналогичн  
ла. В архит  
(медиально  
вентрально  
личество кл  
Отчетли  
нений в эф  
Лишь в сл  
образования  
ки ядер п  
думе и энд  
нения клет  
видимому,  
травмы.  
Демиели  
оказалась  
мо, относи  
низированн  
нии стрियो-  
постепенно  
веществу. М  
ковыми обр  
во проводн



дали. раз- товке нен. дные деге- ядер гли- но не блед- нахо- трук- про- ались енча- ентов енча- вная часть су- ских торы воз- шек ной. олее и ге- о ос- роз- тем ла- 52) на- вы- стре- в пи- лная чаях, тель- 6),

миелинизированных волокон в составе пирамидного пучка обнаружить не удалось. В составе фронто- и тем- поропонтинных пучков отмечалось наличие известного числа миелинизированных волокон.

Подкорковые образования. В подкорковых нервных образованиях наблюдались двоякого рода изменения: изменения, связанные с непосредственным воздействием операционной травмы и ее последствий, и изменения вторичного порядка, отличающиеся выраженной закономерностью и однотипностью.

4 Вторичные архитектурные нарушения выражались в том, что определенные, иногда очень большие группы клеток подвергались тяжелым, постепенно прогрессирующим изменениям, заканчивающимся гибелью всех клеток с последующим замещением их пролифератом ядерной глии. Такие вторичные изменения наблюдались лишь в подкорковых образованиях афферентного порядка. В таламусе таким изменениям были подвержены: переднее ядро, большая часть латерального ядра, пульвинар и латеральный участок вентрального ядра. Аналогичным изменениям подвергались и коленчатые тела. В архитектурно сохранившихся отделах таламуса (медиальное ядро, ядра средней линии и большая часть вентрального ядра) и коленчатых тел подавляющее количество клеток имело структуру, близкую к норме.

Отчетливых вторичных цитоархитектонических изменений в эфферентных приборах обнаружить не удалось. Лишь в случае, где имелось повреждение подкорковых образований и их связей, резко страдали крупные клетки ядер полосатого тела и часть таковых в паллидуме и эндопедункулярном ядре. Наблюдавшиеся изменения клеток в дорсальных отделах хвостатого тела, по-видимому, связаны с воздействием операционной травмы.

Демиелинизация волокон в ядрах полосатого тела оказалась очень значительной. Большая часть их, видимо, относится к кортико-стриарным связям. Демиелинизированные волокна наблюдались на всем протяжении стрио-паллидо-нигрального пути; число их, однако, постепенно убывало по мере приближения к черному веществу. Между архитектурно уцелевшими подкорковыми образованиями сохранилось большое количество проводниковых связей.



Палео- и архикортекс. Если дополнительно к неокортексу обонятельные доли не удалялись, в палео- и архикортексе существенных изменений не обнаруживалось.

Гипоталамус, структуры мозгового ствола, мозжечка и спинного мозга. Эти образования были не повреждены. Исключением, конечно, являлась демиелинизация длинных эфферентных систем коры больших полушарий, связанных со структурами мозгового ствола и спинного мозга.

Исследования мозга декортицированных кошек производилось также Тен Кате (1934), Шальтенбрандом и Коббом (1931), Шаррером (E. Scharrer, 1938) и др. Хотя в каждом случае обнаруживались индивидуальные различия в изменениях в подкорковых структурах, однако общую картину этих изменений следует признать сходной. Во всех случаях отмечались, хотя и существенные, вторичные изменения в субкортикальных образованиях, однако они были меньше таковых у собак.

С. А. Саркисов, А. А. Хачатуриан и А. С. Чернышев (1940), А. С. Чернышев (1940) произвели изучение морфологических изменений мозга после экстирпации коры полушарий у нескольких собак. Полученные материалы позволили им сделать некоторые обобщающие выводы. Авторы установили, что наиболее резко поражается вторичными изменениями зрительный бугор, из образований которого эти поражения наиболее выражены в подушке, заднем и сетевидном ядре. Это относится и к коленчатым телам. Из базальных ганглий страдает хвостатое тело и скорлупа. В других структурах (гипоталамус, средний, продолговатый мозг) хотя и обнаруживаются вторичные изменения, но они не так резко выражены. Авторы приходят к выводу, что «при полном удалении коры полушарий нельзя говорить о «таламическом животном», а следует интерпретировать такое животное, как «гипоталамическое», что, конечно, имеет существенно принципиальное значение».

Таким образом, произведенные исследования позволили установить некоторые общие закономерности, происходящие в структурах головного мозга после декортикации животных. Несомненно, у кошек наблюдаются меньшие изменения в подкорковых образованиях по сравнению с собаками, хотя и у них эти изменения зна-



чительны. Данное обстоятельство в определенной степени может объяснить более тяжелое состояние собак, перенесших декортикацию, более значительные изменения в их нервной деятельности и трудность образования у них условных рефлексов. По-видимому, только в тех случаях, когда у собак вторичные изменения и перерождения не охватывают целиком базальных ганглиев, у них вырабатываются рефлексы, имеющие свойство условных рефлексов. Условные рефлексы, наблюдавшиеся у наших декортицированных кошек, скорее всего были обусловлены функцией оставшихся сохранными частями высших подкорковых центров, хотя не исключена возможность, что некоторые примитивные условные рефлексы могли бы являться и результатом деятельности гипоталамуса и среднего мозга.

Обсуждая этот вопрос, Г. П. Зеленый (1940) говорил следующее: «Собака без полушарий есть не только собака без полушарий, но вместе с тем она есть собака, у которой поражены подкорковые узлы. И если мы наблюдаем дефицит в ее функции, то вовсе не должны говорить: вот — коры нет, и функция исчезла. Ничего подобного». И, действительно, выпадение многих функций, которые наблюдаются у декортицированных животных, могут быть связаны не только с потерей коры полушарий, но и со вторичными поражениями лежащих ниже отделов мозга. Отсюда, следует еще раз подчеркнуть, что при отсутствии у таких животных условных рефлексов нет оснований делать вывод о том, что это связано только с отсутствием коры полушарий.

Важный вопрос, возникающий в связи с экспериментами на декортицированных животных, — о функции остающихся неудаленных остатков коры полушарий. В этом отношении важны заключения, сделанные С. А. Саркисовым, А. А. Хачатуряном и А. С. Чернышевым (1940) о том, что при удалении коры уцелевшие при операции и сохранившие свою топографию участки при микроскопическом исследовании оказываются пораженными, с сильно нарушенной архитектурой, иногда даже с образованием полостей как в самой коре, так и в подлежащем белом веществе. Авторы подчеркивают этот важный для физиологов вывод, поскольку он показывает, что уцелевшие остатки коры при ее



экстирпации полностью или частично теряют свою функциональную значимость.

Наши микроскопические исследования почти полностью совпадают с данными С. А. Саркисова и его сотрудников. В микроскопической картине остатков коры экспериментальных кошек наблюдались изменения, начиная от определенных цитоархитектонических и клеточных изменений до полной гибели клеток и нарушения слоистого строения корковой ткани. Что же касается относительно сохранившихся остатков коры полушарий, то трудно допустить, чтобы эти обрывки коры, к тому же микроскопически измененные, могли бы осуществлять той степени сложности нервные функции, которые наблюдаются у декортицированных животных. Кроме того, для этого потребовалось бы признать наличие в этих оставшихся участках одновременного представительства слуховых, зрительных и других анализаторных элементов, существование которых до настоящего времени остается не доказанным.

К ВОПРОС  
АНАЛ

Опираясь  
в результате  
сти у декорти  
височными  
«Лекциях о  
га» И. П. П  
ных долей по  
должают сущ  
ны к элемент  
нии всей кор  
то является  
ального отде  
быть рассеян  
большем рай  
массе их»<sup>1</sup>.  
ласть того и  
ляет собой «я  
ки — перифе  
отличие от «я

Эта точка  
физиологов,  
стоящее вре  
известной во  
того или ин  
ся наличием  
затора. Одна  
И. П. Павло

<sup>1</sup> И. П. П  
ловного месса



## К ВОПРОСУ О РАССЕЯННЫХ ЭЛЕМЕНТАХ АНАЛИЗАТОРОВ КОРЫ ПОЛУШАРИЙ

Опираясь на экспериментальные данные, полученные в результате изучения условнорефлекторной деятельности у декортицированных собак и у собак с удаленными височными (слуховыми) областями, в 1926 г. в своих «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга» И. П. Павлов писал: «Так как по удалении височных долей полностью звуковые условные рефлексы продолжают существовать (Калишер и мы) и даже способны к элементарному дифференцированию, а при удалении всей коры полушарий они исчезают и навсегда,— то является неизбежным заключение, что, кроме специального отдела звукового анализатора, в коре должны быть рассеянные элементы этого анализатора в гораздо большем районе полушарий, может быть даже во всей массе их»<sup>1</sup>. Согласно этой теории, проекционная область того или иного коркового анализатора представляет собой «ядро», а рассеянные по коре полушария клетки — периферическую часть. Последняя осуществляет в отличие от «ядра» лишь грубый и элементарный анализ.

Эта точка зрения прочно укрепились во взглядах как физиологов, так и невропатологов, так что и по настоящее время большое количество фактов сохранения известной воспринимающей функции после выключения того или иного коркового анализатора часто объясняется наличием в коре рассеянных элементов этого анализатора. Однако следует заметить, что со времени работ И. П. Павлова каких-либо существенных доказательств,

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Лекция о работе больших полушарий головного мозга, М., 1937, стр. 359.



подтверждающих выдвинутую им гипотезу, получено не было, в то время как одно из основных положений, из которых эта гипотеза вытекала, а именно, что при удалении всей коры у животных условнорефлекторная деятельность прекращается, теперь уже не может казаться состоятельной. Поэтому представляется возможным предполагать, что сохранение определенного безусловного и условнорефлекторного анализа после удаления тех или иных корковых проекционных полей связано не с функцией гипотетических рассеянных элементов, а с деятельностью подкорковых образований, которые, как показывают опыты с декортицированными животными, обладают всеми свойствами, необходимыми для осуществления элементарного анализа различных раздражителей.

Таким образом, перед нейрофизиологией стоит еще не разрешенный, но важный вопрос: существуют ли в коре полушарий рассеянные элементы анализаторов или то, что принимается за результат их деятельности, в действительности осуществляется подкорковыми анализаторными механизмами. Рассмотрим этот вопрос с морфологической, физиологической и электрофизиологической точек зрения.

Многочисленные исследования проводящих путей с использованием разнообразных методов изучения как у животных (кошка, собака, обезьяна), так и у человека упорно показывают, что нервные волокна, идущие от тех или иных периферических анализаторов (органов чувств), проходя через соответствующие подкорковые образования, вступают в кору полушарий веерообразно и распространяются здесь на ограниченном, строго определенном участке [Флексиг (P. Flechsig, 1920), Монаков (С. Monakow, 1883), Пробст (M. Probst, 1905, 1906), Кемпбел (A. Campbell, 1905), Поляк (S. Polyak, 1932), Вуллард и Харпмен (H. Woolard a. J. Harpman, 1939), Эйдес (U. Ades, 1941) и др.].

Рассматривая вопрос о корковой проекции зрительного тракта, Поляк (1932) на основании всех имеющихся работ указывает, что из коры больших полушарий только *area striata* стоит в прямой связи с ретиной через посредство субкортикальных центров (наружные коленчатые тела). Исследования, проведенные Броуэром (B. Brower, 1928) и Поляком (1933) методом ретроградной дегенерации, показали, что после удаления

area striata  
коленчатых  
точных ст  
тверждены  
раничены

Касаясь  
дерович  
проходит  
в строго  
рых не в  
Далее ав  
верным п  
но зрител  
Кларк (1  
доказанн  
ляют со  
ции, и ч  
поля, кр

Нет н  
ческих д  
зрительн  
все они  
менее ко  
нов этих  
стью они

Следу  
мические  
знании  
толкова  
держка,  
воречия  
ся рассе  
мечает,  
высшая  
примити  
сеянной  
ляется  
ется и  
анализ»  
Прок  
следова



area striata как у кошек, так и у обезьян в наружных коленчатых телах происходит полное перерождение клеточных структур. Эти факты также могут служить подтверждением того, что проекционные области коры ограничены в своих размерах.

Касаясь корковых проекционных систем, Е. Л. Вендерович (1933) пишет следующее: «Слуховая система проходит как единообразный поток, оканчивающийся в строго ограниченных областях коры, из рамок которых не выходит ни одного дегенерированного волокна». Далее автор указывает, что ему представляется достоверным положение, что «вне пределов area striata ни одно зрительное проекционное волокно не входит в кору». Кларк (Le Gros Clark W. F., 1942) считает «полностью доказанным, что наружные коленчатые тела представляют собой единственный источник оптической радиации, и что они не дают проекции ни на какие другие поля, кроме зрительной коры».

Нет надобности далее расширять список морфологических данных о структуре корковых концов слухового, зрительного, кожного и других анализаторов, так как все они показывают, что эти отделы мозга более или менее компактны. Что же касается рассеянных нейронов этих анализаторов, то гистологически с достоверностью они никем до сих пор выявлены не были.

Следует отметить, что, принимая во внимание анатомические данные, И. П. Павлов не настаивал на признании теории рассеянных элементов и допускал иное толкование имеющихся в физиологии фактов. Вот выдержка, взятая из павловских сред: «По поводу противоречия между физиологическими фактами, касающимися рассеянной области анализаторов, И. П. Павлов отмечает, что он согласен допустить, что в то время как высшая анализаторная функция локализуется в коре, примитивный анализ, относимый им до сих пор к рассеянной области анализаторов, может быть, осуществляется подкоркой. При удалении всей коры повреждается и подкорка, а потому исчезает и примитивный анализ»<sup>1</sup>.

Производя сравнительно цитоархитектонические исследования слухового анализатора в мозгу у различных

<sup>1</sup> Павловские среды. М. — Л., 1947, стр. 229.



животных и сопоставляя их с физиологическими данными, В. П. Зворыкин (1957) пришел к выводу, что корковый конец слухового анализатора собаки обладает меньшей сложностью, чем у обезьяны, однако при этом острота слуха у собаки значительно выше, чем у обезьяны. Из полученных этим автором данных вытекает, что большая сложность корковой слуховой зоны у обезьяны обеспечивает ей более высокую способность восприятия комплексных звуковых раздражений, в то время как острота слуха у нее обеспечивается значительно редуцированными, по сравнению с собакой, подкорковыми слуховыми анализаторами. Изложенные в работе В. П. Зворыкина факты не ведут к признанию гипотезы о наличии в коре рассеянных анализаторных элементов. Автор не без основания объясняет распространение этой гипотезы односторонним развитием разработки слухового центра и игнорированием при этом подкорковых частей мозга.

Подкорковые афферентные образования, как известно, представляют собой сложные отделы центральной нервной системы. В них сосредоточены определенные анализаторные аппараты как для зрительных и слуховых, так и для других раздражителей. Было бы ошибочно полагать, что подкорковые структуры являются лишь переключателями инстанциями для импульсов, идущих от органов чувств к коре полушарий. Не только с физиологической, но и с анатомической точки зрения имеются все основания считать, что подкорковые образования могут являться местом как замыкания определенных временных связей, так и субстратом, осуществляющим тот или иной анализ поступающих сюда с периферии нервных импульсов.

Физиологические исследования также не подтверждают наличие рассеянных элементов анализатора в коре головного мозга.

Еще в прошлом веке Мунк (H. Munk, 1882), удаляя височные области коры полушарий у собак, заметил у них определенное сохранение слуха. Далее, Калишер (O. Kalischer, 1907) и в лаборатории И. П. Павлова И. С. Маковский (1908), В. А. Бурмакин (1909), Б. П. Бабкин (1910) у собак с удаленной височной корой отмечали не только ориентировочные реакции на различные звуки, но и сохранение условных рефлексов



на простые звуковые раздражения. В последнее время в опытах как на собаках, так и на кошках, Аллен (W. Allen, 1945), Нефф (W. Neff, 1950), Бутлер с сотрудниками (1957), Томпсон (1960) и др. доказали, что даже интенсивное удаление слуховой коры весьма незначительно изменяет как положительные, так и отрицательные условные рефлексы, выработанные на элементарные звуковые сигналы. Тунтури (1955) нашел, что двустороннее удаление корковой слуховой проекционной области у собак не ведет к исчезновению условных двигательных рефлексов у собак, выработанных на различные звуки. Не было установлено влияний на эти рефлексы и удаления прилегающей к слуховой коре супрасильвиевой извилины.

Таким образом, возникает дилемма: считать ли, что осуществление условных рефлексов на звуки после удаления соответствующей корковой анализаторной области происходит за счет функции гипотетических рассеянных элементов этого анализатора или это происходит за счет функции подкорковых образований. Поскольку условные рефлексы на простые звуки могут проявляться и после удаления всего неокортекса, наиболее вероятным кажется второе предположение.

Этот вопрос специально исследовался в нашей лаборатории Т. Е. Калининой (1961, 1962). Эксперименты были проведены на кошках, у которых изучались условные рефлексы на различные звуковые тоны, после удаления у них слуховых и смежных с ней областей коры полушарий. Сначала у животных удалялся почти весь неокортекс слева (включая всю височную долю) и слуховая область коры (поля  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $E_p$ ) справа. После этого у них вырабатывался положительный пищевой рефлекс (побежка к кормушке) на тон 1000 гц и дифференцировка на тон 500 гц. Далее, отрицательный, дифференцировочный сигнал постепенно сближался с положительным и, когда у животных устанавливался предел различения высоты звуков, следовала вторая операция — удаление оставшегося неокортекса справа.

Проделанные опыты показали, что после первой операции положительный рефлекс на 1000 гц вырабатывался у животных относительно легко — спустя 6—50 сочетаний. Дифференцировка на тон 500 гц вырабатывалась у них после 50—100 применений этого диф-



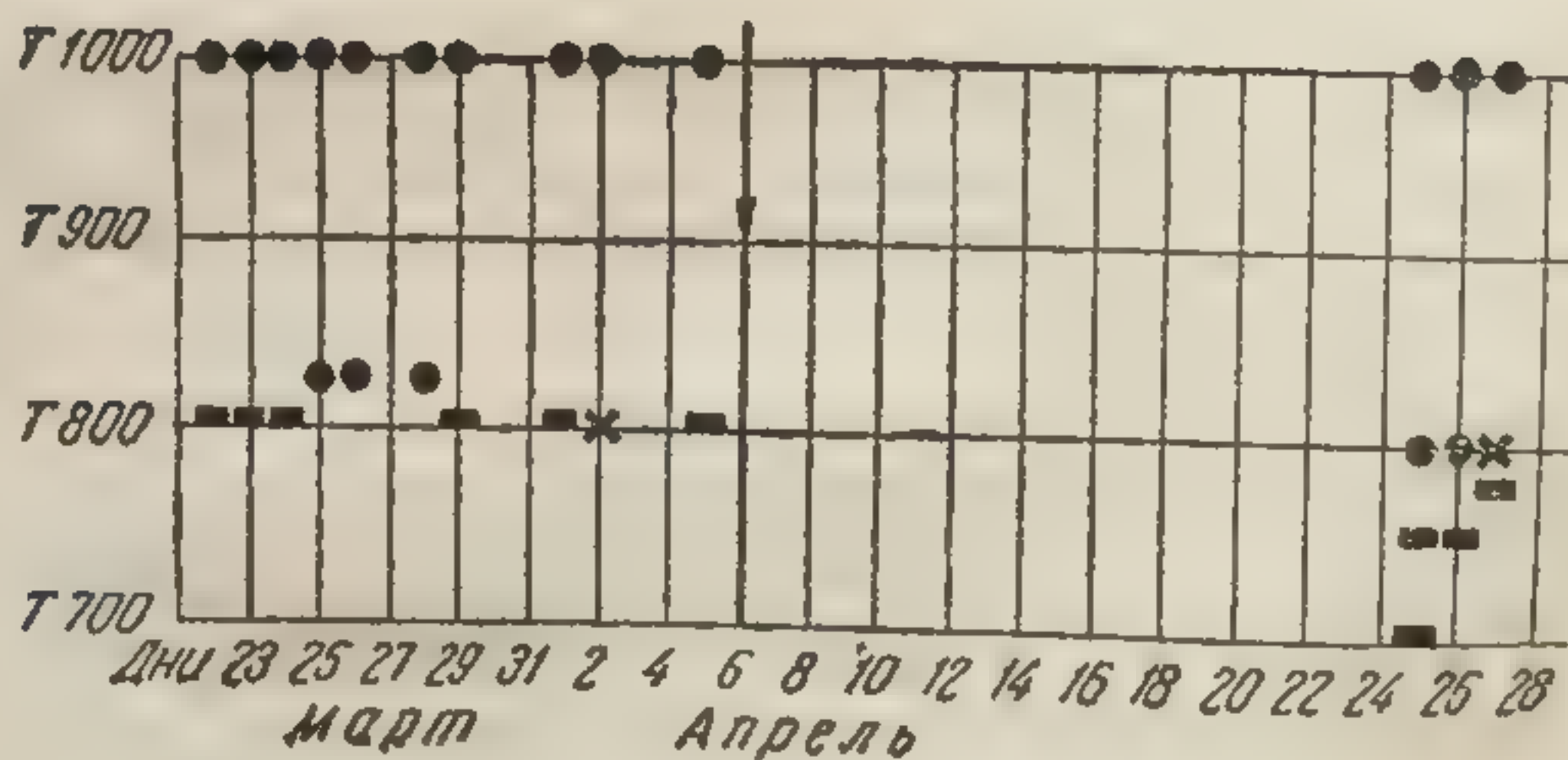


I

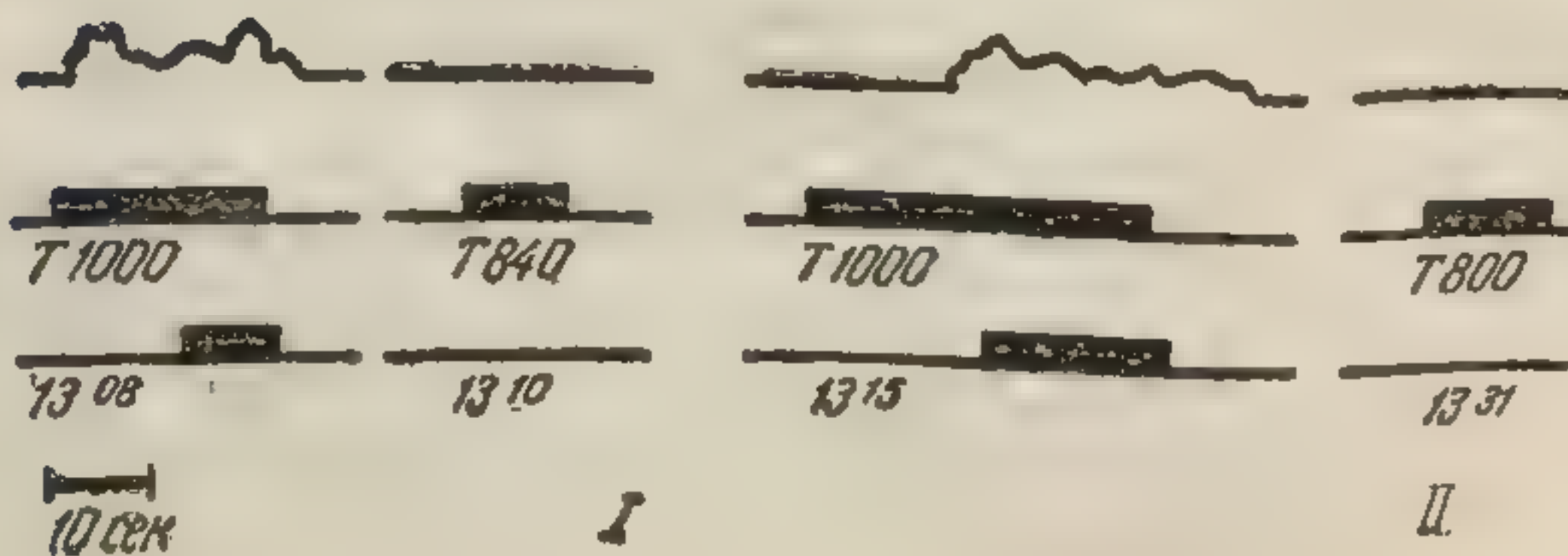
A



B



B



I

II

ферменты  
мых тканей  
и 1000 г  
логичные  
сутствие  
цировок  
кошки д  
840 г. П  
неокортек  
ные, так  
танные ра  
тании (сп  
дифферен  
что наблю  
и 800 г. д

Таким  
во-первых  
у животн  
функцией  
можно бы  
слухового  
анализатор  
элементар  
выполняю

1 Следу  
ховой и см  
исходит мед  
1961). Кро  
тельным дл  
телей [Б. Н  
(J. Diamond

Рис. 23. Со  
удаления сл  
А-границы уд  
ховка) и повто

Б-результаты  
На вертикальн  
опытов. Стре  
жительная усл  
пицевого усло

В-кинограмма  
(17) повторной  
животного к ко  
Из рисунка ви



ференцировочного сигнала. Пределом дифференцируемых тонов у таких животных были тоны 700—860 гц и 1000 гц. Интересно отметить, что проведенные аналогичные опыты с нормальными кошками выявили отсутствие существенных отличий в тонкости дифференцировок по сравнению с оперированными. Нормальные кошки дифференцировали тон 1000 гц от тона 820—840 гц. После второй операции (удаление оставшегося неокортекса справа) у подопытных кошек как положительные, так и отрицательные условные рефлексы, выработанные раньше, обнаруживались при первом же испытании (спустя три недели после операции). Степень дифференцировки тонов почти не отличалась от того, что наблюдалось до последней экстирпации. Тоны 700 и 800 гц дифференцировались от тона 1000 гц (рис. 23).

Таким образом, опыты Т. Е. Калининой показали, во-первых, то, что анализ простых звуковых сигналов у животных с удаленной слуховой корой не связан с функцией остальной коры полушарий, в которой, как можно было полагать, имелись рассеянные элементы слухового анализатора, и, во-вторых, что подкорковые анализаторные аппараты играют важную роль в анализе элементарных звуковых раздражений, которые, очевидно, выполняют эту функцию и у нормальных животных<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Следует вместе с тем отметить, что после удаления слуховой и смежной с ней коры образование дифференцировок происходит медленнее, чем у нормальных животных (Т. Е. Калинина, 1961). Кроме того, очевидно, что наличие коры является обязательным для анализа и синтеза сложных комплексных раздражителей [Б. Н. Бабкин, 1911; А. Н. Кудрин, 1910; Даймонт и Нефф (J. Diamond, a. W. Neff, 1957) и др.].

Рис. 23. Сохранение дифференцировок на звуки у кошек после удаления слуховой и смежной областей коры больших полушарий.

А—границы удаленных площадей коры полушарий во время первой (сплошная штриховка) и повторной (пунктирная штриховка) операций. I—левое полушарие, II—правое полушарие.

Б—результаты опытов, проведенных до и после повторной операции (кошка № 66). На вертикальной оси отложены высоты звуков в герцах; на горизонтальной оси—дни опытов. Стрелка обозначает день повторной операции. Черные кружки—положительная условнорефлекторная реакция (побежка к кормушке). Тире—отсутствие пищевого условного рефлекса при даче дифференцировочного сигнала. Крестик—неполная дифференцировка.

В—кинограмма последнего опыта после первой операции (I) и первого опыта после (II) повторной декорткиции. Значение кривых (сверху вниз): регистрация подхода животного к кормушке, отметка условного раздражения, отметка безусловного раздражения.

Из рисунка видно, что после удаления большей части оставшегося неокортекса звуковая дифференцировка сохраняется.



Дальнейшие исследования установили, между прочим, что удаление неокортекса и двустороннее разрушение внутренних коленчатых тел значительно ухудшает дифференцирование звуков различных высот (Т. Е. Калинина, 1962), что указывает на существенное участие в этом образований межзатылочного мозга.

Сходная картина обнаружена и при аналогичных исследованиях центральных механизмов зрительного анализатора. Изучая условные рефлексы у собак после удаления зрительных областей коры полушарий в лабораториях И. П. Павлова (И. П. Павлов, 1926; А. Н. Кудрин, 1910) было показано, что удаление не только этих полей, но и всех задних половин полушарий не исключает проявление примитивных зрительных условных рефлексов. Хотя предметное зрение у таких животных исчезает навсегда, дифференцировки на интенсивность освещения могут быть сохранены или вновь установлены. Маркис и Хальгадр (D. Marquis a. E. Hilgarad, 1935) в опытах на собаках и обезьянах также показали, что после удаления *area striata* животные утрачивают предметное зрение. Однако условный рефлекс на световое раздражение у них вырабатывается столь же легко, как и у нормальных животных. Ни в скорости его образования, ни в скорости угашения существенных отличий от нормы отмечено не было. Если такой рефлекс был выработан до экстирпации, то удаление *area striata* очень мало отражалось на нем. К подобным в общем выводам приходят В. Я. Кряжев и Н. И. Цинда (1955), В. И. Гунин (1956) и др.

С целью выяснения вопроса о том, с какими мозговыми структурами связан условнорефлекторный анализ световых раздражений у животных с удаленной зрительной корой Тен Кате (1938) двусторонне экстирпировал у собак все области неокортекса, которые граничили с первично удаленными *regio occipitalis*. При этом ему не удалось установить никаких отличий в образовании условных рефлексов на изменение освещенности. Не удалось также выявить каких-либо изменений в образовании зрительных рефлексов, если у собак к удалению затылочных долей дополнительно удалялись фронтальные участки неокортекса. На основании этих данных автор пришел к выводу, что при выработке условных рефлексов на общую освещенность у собак с экстирпиро-

рованными зрительными  
неокортекса и  
результаты н  
рассеянных э  
Сопоставля  
баке, с данн  
тех или иных  
разницы в ха  
ных при разд  
телями, Н. Ф  
реакции при у  
рассеянными э  
ниже лежащи  
Н. А. Рожанс  
ные элементы  
пускал И. П.  
ся в подкорко  
ванию времени  
На основани  
мэна (R. Benja  
зали, что разру  
барабанной стр  
вышению поро  
творам хинина  
обстоятельство  
происходит сни  
зывает на вы  
характерной д  
вестной спосо  
свидетельствуе  
чается в сохра  
ровкам, свойст  
ра». С таким то  
ситься, если  
исключительны  
нимающим обр  
нимать во вни  
обладает опре  
сомнения мож  
ровку вкусовых  
ные с опытам  
ланы также и  
кошках (см.



рованными затылочными областями остальные участки неокортекса не играют никакой роли. Следовательно, результаты и этих опытов противоречат концепции о рассеянных элементах.

Сопоставляя данные, полученные на бескорковой собаке, с данными, полученными при удалении у собак тех или иных проекционных зон, и не отмечая при этом разницы в характере ответных реакций у этих животных при раздражении их соответствующими раздражителями, Н. Ф. Попов (1953) также полагает, что эти реакции при удалении проекционных зон связаны не с рассеянными элементами коры полушарий, а с центрами ниже лежащих отделов мозга. В согласии с этим и Н. А. Рожанский (1957) считает, что «рассеянные нервные элементы замыкания, существование которых допускал И. П. Павлов, могут трактоваться как остающаяся в подкорковых отделах мозга способность к образованию временных связей».

На основании исследований Бенджемина и Пфафмэна (R. Benjamin а. С. Pfaffman, 1955), которые показали, что разрушение зоны коркового представительства барабанной струны и язычного нерва у крыс ведет к повышению порога чувствительности по отношению к растворам хинина, В. Н. Черниговский (1960) пишет: «То обстоятельство, что после разрушения корковой зоны происходит снижение чувствительности к хинину, указывает на выключение тонкой способности к анализу, характерной для ядра анализатора. Сохранение же известной способности к различению растворов хинина свидетельствует в свою очередь о том, что дело заключается в сохранении способности к грубым дифференцировкам, свойственной рассеянным элементам анализатора». С таким толкованием фактов можно было бы согласиться, если бы кора больших полушарий являлась исключительным и единственным центральным воспринимающим образованием мозга, однако необходимо принимать во внимание, что не только кора, но и подкорка обладает определенными свойствами анализа, и без сомнения может осуществлять известную дифференцировку вкусовых раздражений. Опыты с хинином, сходные с опытами Бенджемина и Пфафмэна, были проделаны также и нами на декортицированных и нормальных кошках (см. стр. 26). Они показали, что не только у



животных, лишенных коркового представительства, барабанной струны и язычного нерва, остается определенным анализ вкусовых раздражений, но и у животных, лишенных всего неокортекса, он сохраняется. Таким образом, и в тех случаях, когда животные лишаются предполагаемых рассеянных элементов, исчезновения восприятия вкуса полностью не происходит. Так как у декортицированных животных этот анализ по существу не отличается от анализа наблюдаемого при удалении одной лишь вкусовой проекционной области, представляется возможным сделать один лишь вывод: то, что принимается за функцию рассеянных элементов, в действительности выполняется подкорковыми образованиями. Возможно, в этом играют определенную роль и первичные образования, относящиеся к так называемому обонятельному мозгу.

Электрофизиологические исследования, производимые с целью выяснения, распространяется ли специфическое возбуждение, возникшее в том или ином периферическом анализаторе, только на строго определенные области коры или оно поступает и в другие ее части, лежащие за пределами гистологически установленных проекционных зон, также имеют большое значение для подтверждения или отрицания наличия рассеянных элементов.

Особенно важное значение имеют факты локализации в коре первичных электрических ответов, возникающих в ней при одиночных раздражениях различных рецепторов или соответствующих восходящих афферентных путей. Первичный ответ представляет собой реакцию, имеющую определенный латентный период, длительность и характерную конфигурацию, обычно начинающуюся с положительного колебания потенциала, после которого может следовать и отрицательное колебание.

В результате многочисленных исследований установлено, что первичные ответы регистрируются только в тех областях коры, в которых оканчиваются афферентные пути, идущие из соответствующего специфического ядра таламуса. Таким образом, на основании регистрации первичных ответов были составлены точные карты распространения афферентного представительства в коре полушарий от различных рецепторов.

При составлении  
были использованы  
а. R. Dow, 1939  
Вальц (C. Walz)  
Ткач (E. Tkach)  
Тальбот и Эдмондс  
(1943), Паттон

Рис. 24

Горизонтальная  
кальманова  
ка (сверху)  
косая штриховая  
тельная  
точки — в  
показывае  
онные об  
Y. Zacha

1952), В. Н. Че  
показаны не то  
и вторичные. В  
рируются первич  
латентным перио  
ходят сюда не н  
а от соответств  
Сопоставляя  
зон в коре полу  
ми и электрофиз  
бя внимание вы  
полученных этим  
ный факт лишн  
и точные предст  
принимающих о



При составлении изображенной здесь карты (рис. 24) были использованы данные Бремера и Доу (F. Bremer a. R. Dow, 1939), Эдриана (E. Adrian, 1940), Вулси и Вальцл (C. Woolsey a. E. Walzl, 1942), Вальцл и Моунткастл (E. Walzl a. V. Mountcastle, 1949), Маршалл, Тальбот и Эдес (W. Marshall, S. Talbot a. H. Ades, 1943), Паттон и Амасян (H. Patton a. V. Amassian,

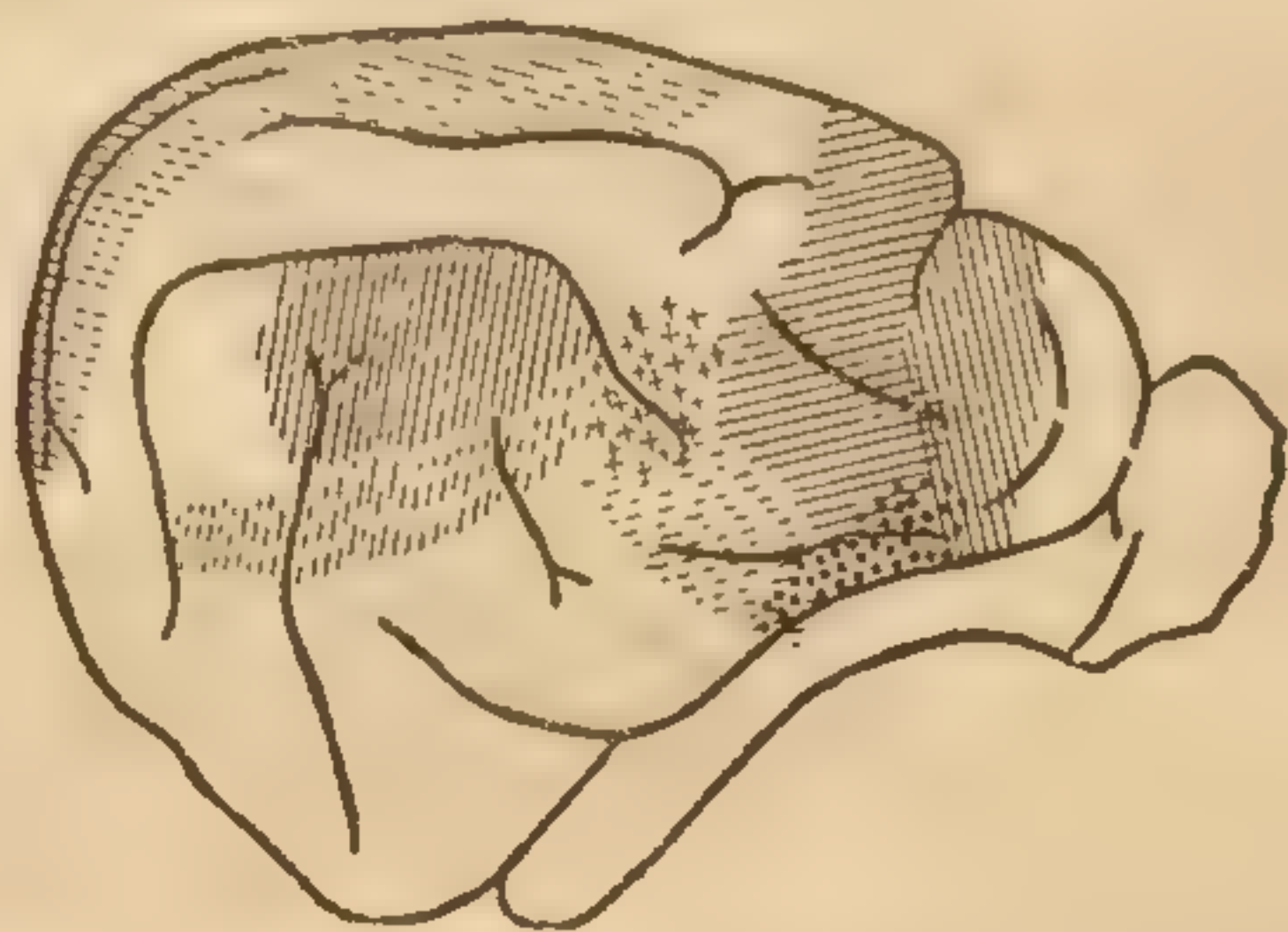


Рис. 24. Карта проекционных полей коры полушарий кошки.

Горизонтальная штриховка — зрительная область, вертикальная штриховка — слуховая область; косая штриховка (сверху справа налево вниз) — соматическая область; косая штриховка (сверху слева направо вниз) — двигательная область; крестики — вестибулярная область; точки — вкусовая область. Пунктирная штриховка показывает соответствующие вторичные проекционные области (Из кн.: Burēs I., M. Petran a. Y. Zachar, *Electrophysiological Methods in Biological Research*, 1960, Prague.)

1952), В. Н. Черниговского (1956) и др. На рис. 24 показаны не только первичные проекционные зоны, но и вторичные. В этих соседних областях также регистрируются первичные ответы, но они обладают большим латентным периодом, что связано с тем, что импульсы приходят сюда не непосредственно от подкорковых структур, а от соответствующих первичных проекционных зон.

Сопоставляя расположение отдельных проекционных зон в коре полушарий, установленных морфологически и электрофизиологическими путями, обращает на себя внимание высокая степень совпадения результатов, полученных этими различными методами (рис. 25). Данный факт лишний раз показывает, что мы имеем верные и точные представления о локализации различных воспринимающих областей в коре больших полушарий.



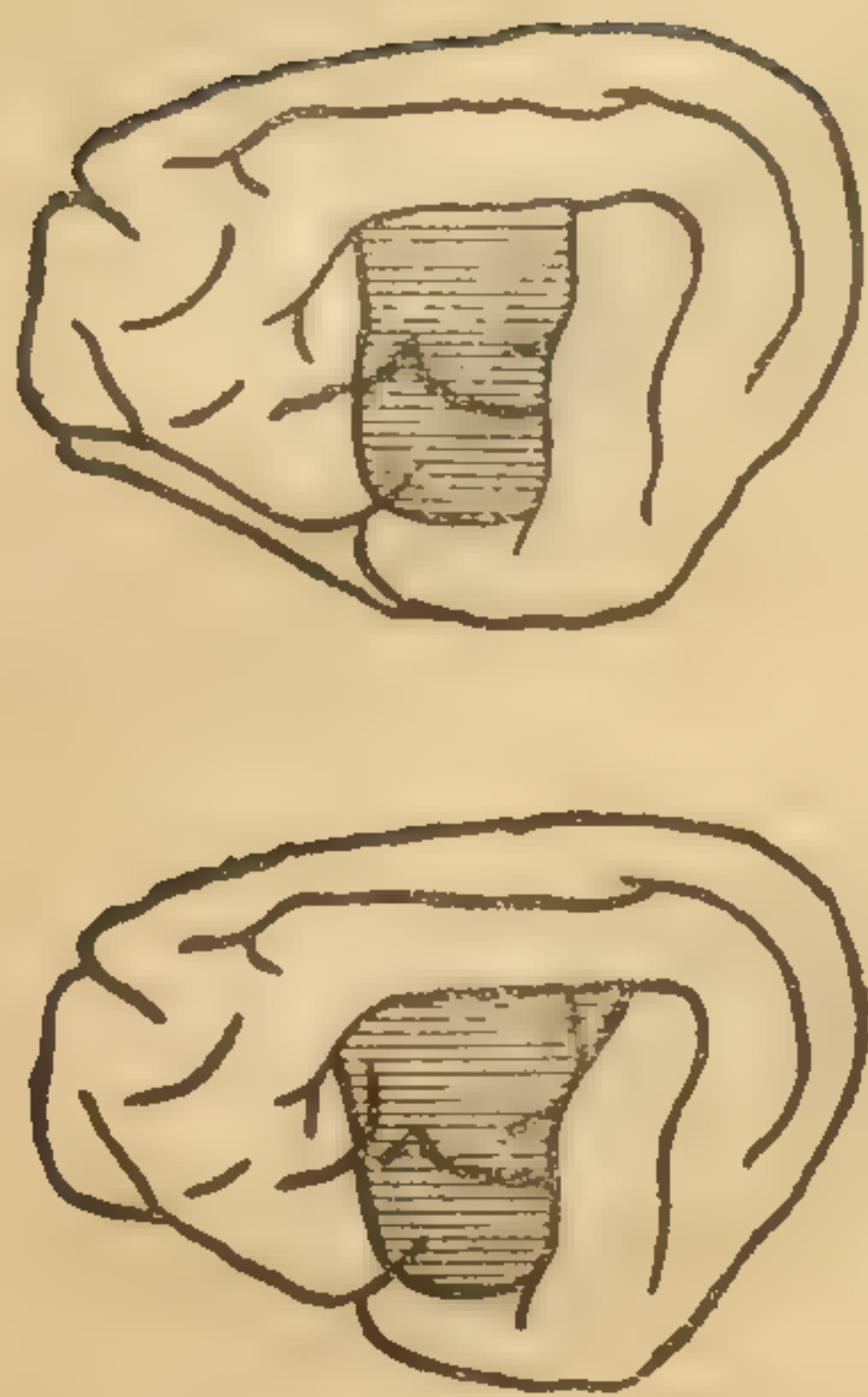


Рис. 25. Слуховая первичная проекционная область кошки.

Вверху — по микроскопическим данным (H. Woolard a. I. Hartman, 1939), внизу — по электрофизиологическим данным (F. Bremer a. R. Dow, 1939).

При рассмотрении вопроса о рассеянных элементах в коре полушарий, надо сказать, что электрофизиологическими исследованиями, так же как и гистологическими, до настоящего времени они не обнаружены. Весьма вероятно, что если бы такие клетки действительно существовали, проводимые в настоящее время многочисленные исследования, в том числе с помощью микроэлектродной техники, должны были бы их зарегистрировать. Несмотря на наличие отрицающих рассеянные элементы электрофизиологических данных, А. И. Ройтбак (1955) все же полагает, что может быть рассеянных элементов слишком мало, и биопотенциалы их не улавливаются, может быть они с короткими аксонами, которые не имеют выхода на по-

верхность коры. Поэтому для окончательного решения вопроса требуются новые исследования.

Н. Ю. Беленков и Т. Е. Калинина (1962) провели специальные опыты, посвященные поискам в коре полушарий рассеянных элементов слухового анализатора. Была поставлена задача, используя фокальное отведение от различных областей и слоев коры, не относящихся к слуховой проекционной зоне, выяснить, не будут ли при этом регистрироваться первичные ответы при раздражении животного звуковыми щелчками. Опыты были поставлены на наркотизированных (нембутал) кошках в обычных условиях, в которых изучаются вызванные потенциалы. Использовались вольфрамовые электроды с диаметром свободного от изоляции торца 20—30 м. Отведение осуществлялось как от поверхностей коры, так и от третьего и четвертого ее слоев, т. е. от места, где оканчиваются восходящие афферентные нервные



пути. Электроды крепились в микрометрическом держателе и в процессе опыта последовательно перемещались в намеченные пункты. В каждом пункте потенциалы отводились от четырех уровней толщи коры (поверхность коры, 0,4; 0,6; 0,8 мм).

Помимо слуховой области коры, обследовалось 8 участков коры вне ее, каждый площадью 25 мм<sup>2</sup>. С каждого такого участка отведение производилось от 36 поверхностно расположенных точек, удаленных друг от друга на 1 мм. Таким образом, принимая во внимание, что, кроме поверхности, биопотенциалы регистрировались и из глубины коры, всего было произведено 1152 отведения. При каждом отведении на одном фотокадре накладывалось 10 следующих одна за другой трасс луча осциллографа.

Таким образом, в участках коры, не относящихся к установленной корковой слуховой проекционной зоне, ни в одном случае не удавалось отметить каких-либо признаков проявления первичных ответов на звуковой щелчок (рис. 26).

Как известно, кроме первичных ответов, в условиях глубокого наркоза при сенсорных стимуляциях или раздражениях афферентных нервов в коре полушарий обнаруживаются так называемые вторичные ответы [Дербишайр и др. (A. Derbyshire, 1936), Форбс и Морисон (A. Forbes, B. Morison, 1939)]. Эти вторичные ответы по сравнению с первичными отличаются большей амплитудой и большим латентным периодом. Характерно, что регистрация вторичных ответов не ограничивается только соответствующей проекционной зоной, они обнаруживаются и в других областях, а иногда и во всей поверхности коры. Это обстоятельство позволяет некоторым авторам делать предположение, что вторичные ответы вызывают собой проявление возбуждения в рассеянных элементах. Указывая на особенности распространения в коре полушарий первичных и вторичных ответов, В. Н. Черниговский (1960) обращает внимание на то, что эти отношения напоминают известное представление И. П. Павлова о наличии в коре ядра и рассеянных элементов анализатора.

Однако принять такую трактовку электрофизиологических фактов весьма затруднительно. Известно, что импульсы, вызывающие вторичные потенциалы, прохо-



дят от рецепторных образований к коре по иным путям, чем импульсы, вызывающие первичные потенциалы. Если последние идут по хорошо изученным специфическим афферентным путям, то вторичные потенциалы, как показали Демпси с сотрудниками (E. Dampsey и др., 1936), Форбс и Морисон (1939) и др. распространяются по путям, относящимся к неспецифическому отделу головного мозга. Ряд последующих исследователей окончательно доказали, что происхождение вторичных ответных связано непосредственно с функцией образований, относящихся к ретикулярной формации (Демпси и Морисон, 1942, 1943, и др.).

До настоящего времени нет достаточных оснований считать, что восходящие импульсы, идущие от ретикулярной формации, несут какую-либо специфическую информацию, относящуюся к осуществлению анализа как внешних, так и внутренних раздражителей. Судя по имеющимся данным, ретикулярная формация влияет на различные анализаторные системы, но сама не является анализатором в общепринятом понимании.

Об этом говорит уже сам факт диффузного распространения импульсации, идущей из ретикулярной формации, идентичной при различных сенсорных раздражениях. Бремер (1954) полагает, что «разнообразные сенсорные импульсы, конвергирующие на одни и те же нейроны, теряют свою специфичность и участвуют лишь в развитии совершенно неспецифической активности». К аналогичному выводу приходят и Френч, Верцеано и Мэгун (J. French, M. Verzeano and H. Magoun, 1953), согласно экспериментам которых «конвергенция различных афферентных связей на общие ретикулярные реле показывает, что распространение активности происходит по каналам, в которых первоначальная модальность первичного сигнала теряет свою индивидуальность». Джаспер (H. Jasper, 1954) на основании ряда данных, в частности тех, которые указывают на окончание нервных волокон от неспецифических ядер таламуса в области дендритов корковых клеток, пришел к выводу, что приходящая в кору импульсация от ретикулярных образований влияет на восприятие ею импульсов, поступающих по специфическим проекционным путям, но не несет при этом специальной сигнализации.



ным путям,  
циалы. Ес-  
цифическим  
лы, как по-  
и др., 1936),  
аняются по  
делу голов-  
ней оконча-  
ичных отве-  
бразований,  
мпси и Мо-

оснований  
от ретику-  
ическую ин-  
нализа как  
елей. Судя  
формация  
ы, но сама  
том пони-

ого распро-  
ярной фор-  
ых раздра-  
внообразные  
дни и те же  
ствуют лишь  
активности».

Верцеано и  
ип, 1953), со-  
нция различ-  
улярные реле  
сти происхо-  
модальность  
идуальность».  
ряда данных,  
ончание нерв-  
ламуса в об-  
к выводу, что  
улярных обра-  
сов, поступаю-  
тям, но не не-

... обрассом, несмотря на более чем сорокалетний



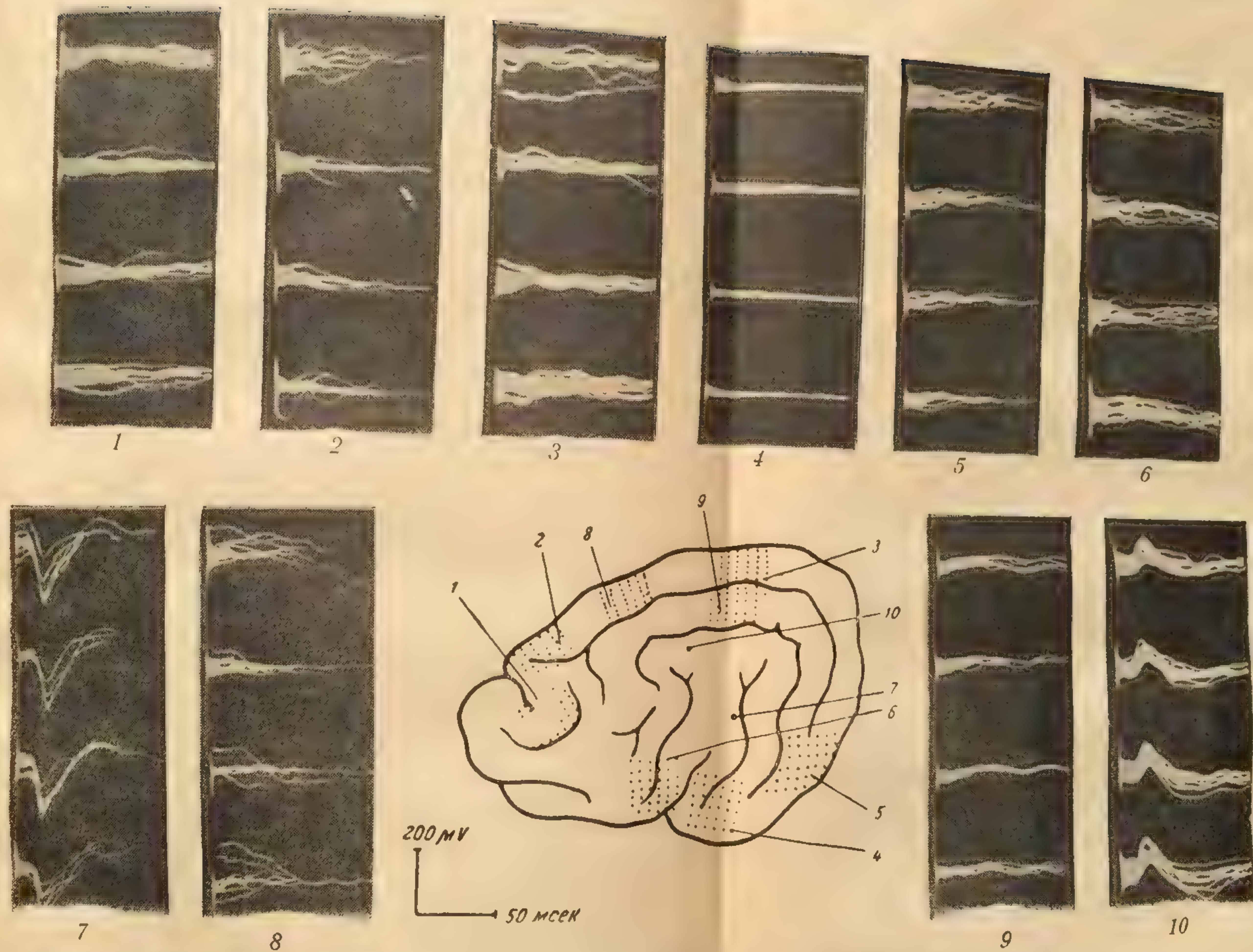


Рис. 26. Регистрация первичных ответов из различных пунктов коры полушарий на звуковой щелчок у кошек. На карте показаны области коры, из которых отводились потенциалы. Каждая точка на поверхности соответствует четырем отведениям: с поверхности и при погружении электрода на глубину 0,4, 0,6, 0,8 мм. Цифры на схеме и соответственно под осциллограммами обозначают пункты, регистрация потенциалов от которых показана на рисунке. В каждом столбце даны отведения от четырех указанных уровней коры. Рисунок показывает наличие первичных ответов в слуховой проекционной зоне и отсутствие их в других областях коры полушарий.







Таким образом, несмотря на более, чем сорокалетний период со времени возникновения гипотезы о существовании в коре больших полушарий диффузно разбросанных элементов анализаторов, доказательств, подтверждающих этот взгляд, не существует. Предположенная функция рассеянных элементов, повидимому, является деятельностью подкорковых структур, участие которых в осуществлении безусловного и условного элементарного анализа доказано.



## ВРЕМЕННЫЕ СВЯЗИ В ЭВОЛЮЦИОННОМ АСПЕКТЕ

Открыв условные рефлексы, И. П. Павлов вместе с этим создал и представление о временных связях, возникающих в центральной нервной системе в течение индивидуальной жизни и проявляющихся только при определенных условиях. Так как все условные рефлексы осуществляются в результате установления временных связей между отдельными элементами мозга, специальное значение приобретает изучение свойств временных связей, условий их образования, локализации в мозговых структурах и т. д. Эволюционный подход, очевидно, должен быть наиболее плодотворным в познании физиологических основ временных связей. Как всякое биологическое явление, так и условный рефлекс не станет до конца понятным без знаний его зачатков, преобразов и хода развития в процессе филогенеза и онтогенеза.

До настоящего времени существует мнение о том, что временные связи, являясь физиологической основой условных рефлексов, присущи лишь высшему отделу центральной нервной системы — коре больших полушарий. Однако это положение не может быть принято без внесения в него существенных дополнений. Наши знания о временных связях, в том числе и сравнительно-физиологические, расширились настолько, что эти явления стало допустимо приурочивать не только к условно-рефлекторной деятельности и не только к функции коры больших полушарий.

Хотя последнюю мысль И. П. Павлов в своих трудах широко и не развивал, однако при изучении эволюции

временных связей...  
ние. В этом из...  
дится следующее вы...  
ный рефлекс есть то...  
рые раньше не были...  
случай применения...  
возможен лишь в...  
будем принимать ка...  
ной системе, сопря...  
нием функциональной...  
ми элементами, т...  
«временная связь»...  
понятие.

Временную связь...  
ловного рефлекса, а...  
нейших свойств цент...  
лежит, в частности...  
ления условных рефл...  
приобретенная в инд...  
лостная физиологичес...  
выражает собой лиш...  
ральной нервной сист...  
лении любого условно...  
переменное звено усл...  
щее афферентные и...  
стемы в различных...

Временные связи  
центральной нервной системы

При рассмотрении...  
ных рефлексов естес...  
образы в деятельност...  
и более просто о...  
Л. А. Орбели (1949)...  
ворил: «Вся нервная...  
не была, несет в се...  
рые характеризуют...  
ный ученик И. П. П...  
по этому поводу: «

Павловские сред...



временных связей она должна привлекать наше внимание. В одном из отчетов в павловских средах приводится следующее высказывание И. П. Павлова: «Условный рефлекс есть тоже соединение двух пунктов, которые раньше не были соединены», но это только «частный случай применения ассоциаций»<sup>1</sup>. Конечно, такой подход возможен лишь в случае, если за временную связь мы будем принимать каждое явление в центральной нервной системе, сопровождающееся временным установлением функциональной связи между отдельными нервными элементами, т. е. то, что по смыслу термина «временная связь» и должно вкладываться в это понятие.

Временную связь следует считать не синонимом условного рефлекса, а лишь проявлением одного из важнейших свойств центральной нервной системы, которое лежит, в частности, в основе образования и осуществления условных рефлексов. Если условный рефлекс есть приобретенная в индивидуальной жизни организма целостная физиологическая реакция, то временная связь выражает собой лишь замыкательный процесс в центральной нервной системе, происходящий при осуществлении любого условного рефлекса. Временная связь есть переменное звено условнорефлекторных дуг, связывающее афферентные и эфферентные центры нервной системы в различных комбинациях.

### Временные связи в деятельности низших уровней центральной нервной системы

При рассмотрении вопроса о происхождении условных рефлексов естественно стремление увидеть их прообразы в деятельности филогенетически более древних и более просто организованных нервных структур. Л. А. Орбели (1949) в одном из своих выступлений говорил: «Вся нервная деятельность, как бы она сложна не была, несет в себе все те основные элементы, которые характеризуют простую деятельность». Другой видный ученик И. П. Павлова, П. С. Купалов (1949) писал по этому поводу: «Кора больших полушарий при обра-

<sup>1</sup> Павловские среды. М.—Л., 1949, т. 3, стр. 262.



зовании условных рефлексов творит в наиболее совершенной форме те механизмы, которые в простейшем виде представлены уже в низших отделах центральной нервной системы». Таким образом, имеются серьезные основания искать прообразы высших форм временных связей в деятельности подкорковых образований, мозгового ствола и даже спинного мозга.

Если обратиться к известным функциям спинного мозга, можно отметить, что не все его рефлекторные действия однообразны и постоянны. Новые соотношения между спинномозговыми центрами могут складываться и в индивидуальной жизни животного. В качестве простейшего примера изменчивости спинномозговых рефлексов может быть приведен так называемый банунг-рефлекс или явление проторения, заключающееся в установлении связи между очагом с повышенной возбудимостью и тем афферентным центром, куда приходят импульсы с периферии. Рассмотрение феномена проторения, как простейшей временной связи, вполне правомочно. И. П. Павлов, обсуждая вопрос о замыкательной функции мозга как основе условнорефлекторной деятельности, писал: «Физиолог же тем более не должен иметь ничего против этого, что уже много десятков лет назад в физиологии нервной системы приобрело право гражданства немецкое слово «bahnung», т. е. понятие о проторении пути, образовании новых связей»<sup>1</sup>.

Как простую временную связь следует принимать и явление доминанты, открытое А. А. Ухтомским (1923). Этот феномен, весьма близкий к банунг-рефлексу, представляет собой один из важнейших механизмов нервной деятельности и состоит из временного объединения между собой нервных центров. В силу этого понятны поиски некого общего между механизмом условнорефлекторных временных связей и явлений доминанты. В одном из своих докладов А. А. Ухтомский (1924) говорил: «Вчитываясь в «Двадцатилетний опыт» И. П. Павлова, я убеждаюсь, что доминанта играет роль ключа для объяснения того механизма «временных связей», который открыт И. П. — чем в работе высших кортикальных рефлексов. Уже в мадридской речи Павлов объяснял ус-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. 1937, стр. 39.



тановку временной связи предположением, что возбужденный центр является как бы пунктом притяжения для раздражений, идущих от других раздражаемых поверхностей»<sup>1</sup>.

Банунг-рефлекс и доминанта являются результатом проявления определенных временных связей. Они обнаруживаются в деятельности различных уровней центральной нервной системы, в том числе и в деятельности спинного мозга. Вместе с тем очевидно, что эти явления по своим свойствам отличны от условнорефлекторных временных связей, на что указывает и автор теории доминанты А. А. Ухтомский (1927), считая затруднительным полностью отождествить механизм доминанты с механизмом, лежащим в основе условной связи И. П. Павлова.

Исследования последнего времени показывают, что установление простейших временных связей в спинном мозгу можно получить путем применения сочетаний двух раздражений в такой форме, в какой это делается при образовании обычных условных рефлексов. И. В. Данилов (1953), работая со спинальными лягушками, сочетал действие слабого подпорогового электрического раздражения кожи спины или бедра с электрическим раздражением кожи одной из задних лапок, которое вызывало ее сгибание. Оказалось, что через 2—15 таких сочетаний один лишь слабый раздражитель, ранее не дававший эффекта, теперь приводил заднюю лапку к сгибанию. Этот выработанный рефлекс был скоропреходящим и неустойчивым. Францискет (L. Franzisket, 1951) наблюдал временные связи у спинальных лягушек в условиях хронического эксперимента. В интервалах между отдельными сериями сочетаний лягушки обездвиживались путем их охлаждения с целью улучшения аккумуляции эффектов от предыдущих серий раздражений. Сочетая механическое раздражение боков лягушек с раздражением передних лапок, вызывавших хватательные движения, через 10—14 дней, после 200—300 сочетаний автору удавалось отметить хватательные движения только при раздражении боков животных.

<sup>1</sup> А. А. Ухтомский, Собрание сочинений. Л., 1950, т. 1, стр. 193.



Близкие к этим данные были получены Шуррагером и Куллером (Ph. Shurrager, a. E. Culler, 1940) в опытах на собаках с разобщенным спинным мозгом. При сочетании слабого раздражения электрическим током хвоста с более сильным раздражением одной из задних конечностей авторам удавалось видеть сокращение отпрепарированной полусухожильной мышцы конечности при одном лишь раздражении хвоста. Данный эффект не исчезал в течение нескольких десятков минут.

Эта работа за необоснованное толкование наблюдаемых явлений как типичных условных рефлексов была подвергнута критике целым рядом ученых [Н. М. Шамина и Т. Н. Несмеянова, 1954; Э. А. Асратян, 1953; И. В. Данилов, 1952; Келлог (W. Kellog, 1947)]. Однако Дикман и Шуррагер (K. Dykman a. Ph. Shurrager, 1956) повторили свои эксперименты с некоторыми методическими модификациями на хронических спинальных котятках. Используя в качестве условного раздражения тактильное раздражение кожи, а в качестве безусловного раздражения — удар электрического тока в лапу, эти авторы образовывали у таких животных двигательные условные рефлексы, проявлявшиеся в сгибании конечности при действии одного лишь тактильного раздражения. Авторы утверждают, что здесь имелись элементы «научения», так как скорость образования «спинального условного рефлекса» в данной серии сочетаний зависела от количества предыдущих опытов, в которых у животного вырабатывалась двигательная реакция, а также потому, что угасание рефлекса происходило скорее, если оно проводилось уже несколько раз ранее. Однако согласиться с тем, что в этих опытах наблюдался типичный условный рефлекс, все же едва ли можно, так как это явление не несет в себе ряда хорошо известных свойств, присущих условному рефлексу как приспособительному и надолго сохраняющемуся приобретенному акту. Возникновение и сохранение доминантного очага в спинном мозгу в интервале между отдельными сериями сочетаний — одно из вероятных объяснений данных явлений. Конечно, если отказаться от интерпретации, даваемой Шуррагером и его сотрудниками, произведенные ими эксперименты представляют несомненный интерес

Эти факты, так же как и элементарных рефлексов, являются частью рефлексов, которые, как время как условный рефлекс, и хроническое явление, основанное на отказе спинного мозга в деятельности от точную форму условного развития в эволюции функциональной нервной системы.

Сравнительнофизиологическое время

Определенные временные и наблюдать у всех животных, от кишечного рефлекса, дает возможность филогенеза из простых, у жизни, нервных связей воз сложные временные связи совершенства в нервной касаясь многих сравнительных исследований, имеющих к шение, мы остановимся показывающих отдельные связей.

А. А. Зубков и Г. Г. наблюдения за поисковыми гидр, прикрепленных на при снижении уровня воды, направленные только в оставить гидру на 1—2 ие уровня воды не животного, и в течение 3—ния, направленные вниз, что поведение исчезает, что если на поднимающ достигающую верхнего у



Эти факты, так же как и данные И. В. Данилова и Францискета, показывают возможность выработки элементарных временных связей даже в пределах спинного мозга. Но по своей природе это лишь суммационные рефлексы, которые, как указывал еще И. П. Павлов, выражают собой скоропреходящие явления, в то время как условный рефлекс есть постоянно укрепляющееся и хроническое явление. Вместе с тем у нас нет оснований отказываться от точки зрения, что эти явления в деятельности спинного мозга представляют собой зачаточную форму условных рефлексов, получившую развитие в эволюции функций высших отделов центральной нервной системы.

#### Сравнительнофизиологические данные о временных связях

Определенные временные связи можно выработать и наблюдать у всех животных, имеющих нервную систему, от кишечнополостных до человека. Это обстоятельство дает возможность изучить, как в процессе филогенеза из простых, устанавливающихся в течение жизни, нервных связей возникают и развиваются более сложные временные связи, достигающие наибольшего совершенства в нервной деятельности человека. Не касаясь многих сравнительно физиологических исследований, имеющих к этому вопросу прямое отношение, мы остановимся лишь на некоторых фактах, показывающих отдельные этапы эволюции временных связей.

А. А. Зубков и Г. Г. Поликарпов (1951), проводя наблюдения за поисковыми движениями пресноводных гидр, прикрепленных на часовом стекле, наблюдали, что при снижении уровня воды они производили движения, направленные только вниз. Если в таком положении оставить гидру на 1—2 часа, то последующее повышение уровня воды не изменяет характера движений животного, и в течение 3—4 часов оно производит движения, направленные вниз. После этого срока выработанное поведение исчезает. Г. Федорова (1957) наблюдала, что если на поднимающуюся по стенке аквариума и достигшую верхнего уровня воды морскую звезду воз-



действовать пресной водой, она опускается на дно сосуда. После многократных таких сочетаний животное прекращало подниматься по стенке аквариума и на десятки минут оставалось на дне сосуда. Аналогичные данные были получены М. Е. Лобашевым и П. Г. Ивановой (1947) в опытах с дафниями. Сочетая свет с оптимальной температурой воды, а темноту — с пониженной температурой в одной группе животных, и, наоборот, в другой группе, оказалось, что если обе группы дафний поместить в один сосуд с оптимальной температурой воды, то животные первой группы направляются в освещенную часть аквариума, а второй — в затемненную.

Е. М. Крепс (1925) вырабатывал временную связь у асцидий, животных, относящихся к простейшим хордовым. Сочетая звонок или свет с действием падающей капли воды, стимулировавшей защитную реакцию (закрытие ротового сифона), через некоторое количество сочетаний только один ранее индифферентный раздражитель начинал вызывать такую же защитную реакцию. Автор показал, что образование этой реакции связано с функцией головного нервного ганглия, так как после его удаления реакция исчезала и более не могла быть выработана.

Таким образом, уже эти далеко неполно приведенные данные показывают, что животный мир, находящийся даже на низшей ступени своего развития, обладает способностью изменять свою деятельность и приспосабливать ее к меняющимся условиям не только с помощью врожденных реакций, но и с помощью приобретенных. Эти примитивные реакции низших животных не представляют собой условных рефлексов уже только потому, что они кратковременны и быстро исчезают. Их возникновение и проявление обусловлено образованием в нервной системе определенной временной связи, но эти временные связи не обладают всеми свойствами, которые присущи истинной условнорефлекторной временной связи. По-видимому, здесь, как и в рассмотренных выше временных связях спинного мозга, имеют место сходные между собой явления суммации, проторения или доминанты. В пользу такого представления говорят и проведенные в лаборатории Л. Г. Воронина опыты Л. М. Чайлахяна (1957). Сочетая действие света с

раздражителем, животное  
взят у пресноводных рыб  
ражающуюся в том, что при  
та животные производят  
цев. Оказалось, что при  
вatom 15—30 секунд.  
ется, в тех же случаях  
сочетаниями длилось 3—5

Интересные исследования  
ных животных — дафний

Б. Ф. Сергеевым (1962). О

вании слабого света в кате

ля и электрического тока.

жения или сильного света,

реакции, в качестве безуслов

ных животных образуются

некоторое сходство с усло

зование этих временных связ

менным, в течение суток они

ты показали, что в основе

ников лежит суммационны

собщением центральной нер

замыкательная функция у

степени осуществляется ка

участками нервной системы

Сходные по своему про

преходящие вырабатывают

для низших черепных поз

ным лабораториях, руко

(А. В. Бару, 1955; В. В. С

ев, 1956), у круглоротых,

рыб временные связи выр

дня, но на следующий у

существование выработ

Ю. П. Фролов (1926) в

Следует считать, что и

дело не с условными, а

которые отличаются от

им относительно быстрой

нерегулярность проявлен

животных, так же как и

центральной нервной



раздражением электрическим током, автор вырабатывал у пресноводных гидр оборонительную реакцию, выражавшуюся в том, что при действии только одного света животное производило свертывание тела и щупальцев. Оказалось, что если сочетания давать с интервалом 15—30 секунд, эта реакция быстро образуется, в тех же случаях, когда интервалы между сочетаниями длились 3—5 минут, ее наблюдать не удавалось.

Интересные исследования с представителем бесчерепных животных — ланцетником, были проведены Б. Ф. Сергеевым (1962). Оказалось, что при использовании слабого света в качестве условного раздражителя и электрического тока, тактильно-болевого раздражения или сильного света, вызывавших двигательные реакции, в качестве безусловного раздражителя у таких животных образуются временные связи, имеющие некоторое сходство с условнорефлекторными. Существование этих временных связей было весьма кратковременным, в течение суток они исчезали. Прделанные опыты показали, что в основе временных связей у ланцетников лежит суммационный рефлекс. В опытах с разобщением центральной нервной системы выяснилось, что замыкательная функция у этих животных в одинаковой степени осуществляется как головным, так и хвостовым участками нервной системы.

Сходные по своему проявлению, нестойкие и скоропреходящие вырабатываемые реакции характерны и для низших черепных позвоночных животных. По данным лаборатории, руководимой Д. А. Бирюковым (А. В. Бару, 1955; В. В. Фанарджян, 1958; Ф. П. Ведяев, 1956), у круглоротых, ганоидных и поперечноротых рыб временные связи вырабатываются в течение одного дня, но на следующий уже исчезают. Кратковременное существование выработанных реакций отмечал и Ю. П. Фролов (1926) в опытах с костистыми рыбами. Следует считать, что и в этих случаях авторы имели дело не с условными, а с суммационными рефлексами, которые отличаются от первых, в первую очередь, своим относительно быстрым исчезновением. Нестойкость и нерегулярность проявления временных связей у низших животных, так же как и в деятельности низших отделов центральной нервной системы высших животных, не



может, конечно, приравниваться к встречающимся случаям нерегулярности проявления условных рефлексов у высших животных и человека. В первом случае это зависит, по-видимому, от слабо развитых межцентральных взаимоотношений и свойств нервных клеток, во втором — от влияния факторов, вызывающих не исчезновение образованных временных связей, а лишь их торможение.

Итак, нестабильность и быстрое исчезновение образующихся новых нервных связей является одной из особенностей временных связей низших животных, и это обстоятельство весьма затрудняет относить их к разряду условнорефлекторных. Развитие свойства нервных клеток сохранять на долгое время следы от предыдущих раздражений является, очевидно, одним из основных направлений эволюции высших функций центральной нервной системы. В связи с этим для характеристики временных связей, образуемых у одних и тех же животных на разных этапах центральной нервной системы, а также и у животных различного уровня филогенетического развития, кажется, было бы целесообразно исследовать периоды сохранения выработанных временных связей, т. е. их прочность и долговечность. Если скорость образования временных связей не может являться надежным критерием для их оценки (Л. Г. Воронин, 1957; Б. В. Павлов и сотрудники, 1960), то вполне вероятно этот признак даст более определенные результаты.

Однако на определенной стадии эволюционного развития животного мира, конечно, должны были возникнуть явления, которые по своим свойствам и механизму образования имели сходство с условными рефлексами, наблюдаемыми у высших животных. Так как этот процесс развития происходил постепенно и типичные для высших животных условнорефлекторные механизмы возникали не сразу, то едва ли возможно точно определить, когда и у каких животных впервые возникла истинная условнорефлекторная деятельность. Однако, по-видимому, уже у высших рыб можно наблюдать приобретенные реакции, приближающиеся по своим свойствам к условным рефлексам [С. Н. Кириллов, 1936; Булл (H. Bull, 1928, 1936); А. Н. Бару, 1951; В. И. Гусельников, 1952, и др.].

Бременная связь  
различных ступенях  
и в деятельности раз  
ной системы. Конечно  
связей обуславливает  
Условнорефлекторной  
только такую, которая  
все его основные свойства  
Условным рефлексом  
танный рефлекс, который  
чение длительного време  
восстановлением; 3) ме  
ствия других раздражит  
целостную биологическую  
ные рефлексы должны с  
ными и качественными  
роком диапазоне в зави  
и особенностей установ  
Условные рефлексы,  
димому, у рыб, являются  
ным механизмом для во  
ных. Исследования усло  
вают, что, помимо обра  
возможно образование  
лексов, вырабатывающи  
можения (угасательное  
запаздывание и т. д.). Ч  
ка сохранности выраб  
хотя исследований по эт  
изводилось, есть основ  
рыб они могут сохранять  
ное время. Несмотря на  
при изучении нервной  
ся с самыми элементар  
условнорефлекторной д  
эволюции развиваются  
ва и сложности.  
Интересными пред  
альные эксперименты  
которых насекомых, в  
результате значитель  
эволюции беспозвоно



Временная связь — широко распространенное явление, проявляющееся в многообразных формах, как на различных ступенях эволюции животного мира, так и в деятельности различных уровней центральной нервной системы. Конечно, не каждая из этих временных связей обуславливает проявление условного рефлекса. Условно-рефлекторную временную связь следует считать только такую, которая придает условному рефлексу все его основные свойства.

Условным рефлексом нужно считать такой выработанный рефлекс, который бы: 1) был сохранным в течение длительного времени; 2) угасал с последующим восстановлением; 3) мог быть отдифференцирован от действия других раздражителей и 4) представлял собой целостную биологическую реакцию. Разумеется, условные рефлексы должны отличаться своими количественными и качественными характеристиками в весьма широком диапазоне в зависимости от различных свойств и особенностей устанавливаемых временных связей.

Условные рефлексы, впервые появляющиеся, по-видимому, у рыб, являются характерным приспособительным механизмом для всего класса позвоночных животных. Исследования условных рефлексов у рыб показывают, что, помимо образования у них положительных, возможно образование и отрицательных условных рефлексов, вырабатывающихся по типу внутреннего торможения (угасательное торможение, условный тормоз, запаздывание и т. д.). Что же касается прочности и срока сохранности выработанных временных связей, то хотя исследований по этому поводу специально и не проводилось, есть основание полагать, что у некоторых рыб они могут сохраняться на довольно продолжительное время. Несмотря на это, совершенно очевидно, что при изучении нервной деятельности рыб мы встречаемся с самыми элементарными и простыми проявлениями условно-рефлекторной деятельности, которые в процессе эволюции развиваются до высокой степени совершенства и сложности.

Интересными представляются наблюдения и специальные эксперименты над нервной деятельностью некоторых насекомых, в частности пчел, развившихся в результате значительного отклонения от пути общей эволюции беспозвоночных. Еще И. П. Павлов (1926)



указывал, что и у этих животных есть свое «высшее и низшее, индивидуальное и видовое». Специальными экспериментами (А. Ф. Губин, и Н. П. Смарагдова, 1940; А. К. Воскресенская и И. Г. Лопатина, 1952) было установлено, что у пчел, используя свойственное им инстинктивное поведение, можно выработать определенные реакции, сходные с положительными и тормозными условными рефлексам, довольно тонкие дифференцировки и т. д. Хотя для этих животных такая нервная деятельность и является высшей, однако она является лишь относительной.

Термин «высшая нервная деятельность» понятие конкретное, которое применимо к нервной деятельности различных по своему эволюционному развитию животных, от низших до высших.

Высшая нервная деятельность высших животных в основном разнится от таковой деятельности низших животных не особенностями их двигательных эфферентных функций, так как они отличаются у различных даже высших представителей животного мира и могут быть совершенными, хорошо интегрированными и у относительно просто организованных животных, а особенностями их мозговой аналитической и синтетической деятельности. Действительно, анализ и синтез сложных комплексных раздражителей, как одновременно действующих, так и цепных, осуществляемый собаками, кошками или обезьянами, не доступен ни пчелам, ни рыбам, ни рептилиям, ни птицам. Этим животным также недоступна аналитическая и синтетическая деятельность той степени сложности, которая осуществляется человеком.

В настоящее время детально не изучены признаки, отличающие высшую нервную деятельность высших животных от низших, однако уже то, что получено в лаборатории Л. Г. Воронина (1957) и других, показывает, что условнорефлекторная функция позвоночных животных различного уровня эволюционного развития отличается в первую очередь именно различным уровнем их аналитико-синтетической деятельности. Так, при изучении условных рефлексов на цепные раздражители было установлено, что у рыб эти рефлексы вырабатываются с трудом, да и то только на первое звено цепи, в то время как у птиц, кроликов, собак, обезьян, соответственно развитию у этих животных головного мозга,

вырабатываются дифференциально на цепные раздражители и на звенья цепи (Л. Г. Воронин, 1957).  
со взглядом Н. П. Павлова, что: «Человек не имеет такого зрения, как орел, но в степени отличать комбинации». В физиологии условных рефлексов тому ряду животных, для которых условная нервная система для представления не совсем точное положение вещей: у пример у кошек, не исключая деленных условных рефлексов реакции весьма устойчивы, восстановлением, могут быть конец, являются, хотя и не целенаправленными биологическими синтез у таких животных важно то, что подкорковые органы в процессе эволюции своей разделенных условных рефлексов. В опытах А. В. Бару (1957) было показано, что у рыб условная деятельность не отражается на проявлении деятельности. А. И. Карпович показал возможность образования условных рефлексов после удаления у них переднего мозга (А. Александрия (1933) установил, что у черепах при экстирпации сохраняются или могут быть не только после удаления всех полушарий условные рефлексы и образуются вновь [В. В. Рязанский, 1958; Цуге и Шиндлер, 1959]). Следовательно, у всех этих животных отдел центральной нервной системы.

И. П. Павлов. Психология. 1. стр. 383.



вырабатываются дифференцировки на более сложные цепи раздражителей и на отдельные компоненты этих цепей (Л. Г. Воронин, 1957). Это хорошо согласуется и со взглядом И. П. Павлова, высказанном еще в 1907 г. что: «Человек не имеет такого обоняния, как собака, такого зрения, как орел, но животные не могут в такой степени отличать комбинацию раздражителей»<sup>1</sup>.

В физиологии существует представление, согласно которому органом условных рефлексов в филогенетическом ряду животных следует считать высший отдел центральной нервной системы для данного животного. Однако это представление не совсем точно отражает действительное положение вещей: удаление неокортекса, например у кошек, не исключает у них проявления определенных условных рефлексов. Эти выработанные реакции весьма устойчивы, угашаются с последующим восстановлением, могут быть отдифференцированы и, наконец, являются, хотя и несовершенными, но все же целенаправленными биологическими реакциями. Анализ и синтез у таких животных крайне элементарен, однако важно то, что подкорковые образования у них не потеряли в процессе эволюции свойства к установлению определенных условных рефлексов.

В опытах А. В. Бару (1951), А. И. Карамяна (1956) было показано, что у рыб удаление полушарий почти не отражается на проявлении их условнорефлекторной деятельности. А. И. Карамян указывает на возможность образования условных рефлексов у амфибий после удаления у них переднего мозга. Э. Асратян и А. Алексанян (1933) установили, что условные рефлексы у черепах при экстирпации у них больших полушарий сохраняются или могут быть выработаны заново. У птиц не только после удаления коры, но и после удаления всех полушарий условные рефлексы также сохраняются и образуются вновь [В. В. Петелина, 1958; В. И. Багрянский, 1958; Цуге и Шима (H. Tuge a. L. Shima, 1959)].

Следовательно, у всех этих животных не только высший отдел центральной нервной системы является орга-

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Полное собрание трудов. М.—Л., 1940, т. 1, стр. 383.



ном, где происходит замыкание условнорефлекторных временных связей, но и другие мозговые структуры принимают в этом участие.

Эволюционный принцип в рассмотрении функций нервной системы позволил создать представление о «перемещении» функций мозга в филогенезе в восходящем направлении. Рассматриваемые в этой главе факты не противоречат такому понятию, однако они позволяют развить мысль, что хотя функция замыкания условнорефлекторных временных связей и переходит по мере эволюции во вновь развивающиеся высшие отделы мозга, но они не исчезают совсем в филогенетически старых образованиях и не являются при этом лишь рудиментом «переместившейся» функции. Можно полагать, что эти временные связи подкорковых образований у различных представителей животного мира играют немалую роль в осуществлении тех или иных условнорефлекторных приспособительных реакций.

Таким образом, временная связь в различных своих формах проявления обнаруживается как в деятельности высших, так и низших отделов центральной нервной системы. В процессе развития нервной системы совершенствуются и временные связи, эволюционируя от элементарных суммационных рефлексов до сложнейших условнорефлекторной деятельности важны исследования, проводимые как на высших представителях животного мира, так и на низших. Только в такой совокупности изучения вопроса возможно приблизиться к еще более полному пониманию процессов, совершающихся в мозгу при осуществлении такого распространенного явления природы, каковым представляется условный рефлекс.

### Условные рефлексы в онтогенезе

Изучение нервных функций на различных этапах онтогенеза как животных, так и человека — важный путь познания развития функций центральной нервной системы.

Большинство животных появляются на свет не с одинаково созревшими отделами центральной нервной системы. Известно, что наиболее поздно созревают моло-



дые, в филогенетическом смысле, части мозга и, конечно, это относится в первую очередь к коре больших полушарий. Скорее всего следует считать, что кора полушарий как у большинства новорожденных животных, так и у человека еще не функционирует.

Подтверждением этому представлению являются следующие факты:

1. Новорожденный организм обладает примитивными рефлекторными приспособительными механизмами, которые более соответствуют подкорковой деятельности, чем коре больших полушарий. На основании наблюдений над развивающимися кроликами и морскими свинками Прейер (W. Preyer, 1885) пришел к выводу, что после рождения кора еще долго не контролирует соматических движений, а Зольтман (O. Soltman, 1877) еще раньше нашел, что у новорожденных щенят все движения, включая и сосательные, остаются ненарушенными после удаления не только полушарий, но и зрительного бугра и даже четверохолмия. Дальнейшие исследования только подтверждали и расширяли познания этой общей закономерности.

Морфологические исследования показали, что у новорожденных высших животных и человека пирамидные пути, а также части экстрапирамидного пути, от коры до среднего мозга, еще не созрели и только таламопаллидарная система в морфологическом отношении полноценна. Конель (J. Conel, 1939), описывая гистологические особенности структур головного мозга новорожденного ребенка, отмечает минимальное развитие синаптических образований в коре полушарий, минимальную в ней миелинизацию, отсутствие в клетках телец Ниссля (при наличии их в клетках мозгового ствола и спинного мозга), а также на ряд других признаков, не позволяющих говорить о функционировании этого отдела мозга на первых этапах жизни.

2. В большинстве экспериментов обнаруживается, что раздражение электрическим током коры полушарий новорожденных животных не вызывает двигательных эффектов [Руже (Rouget, 1877), В. М. Бехтерев, 1886, и др.], что свидетельствует об отсутствии возбудимости корковых клеток. Однако имеющиеся противоречивые факты еще не доказывают обратное, поскольку при сильных раздражениях коры электрическим током последний



может переходить на подкорковые структуры путем простого физического распространения. Согласно сообщению Пейпера (A. Peiper, 1929) у новорожденных младенцев, у которых вследствие аномалии развития черепная крышка отсутствовала, исследовались эффекты непосредственного электрического раздражения коры головного мозга. Эти раздражения никаких двигательных эффектов не давали; такие же результаты были получены и на 8-недельном ребенке.

Клара (M. Clara, 1942), Ферстер (O. Foerster, 1921, 1926) и другие также приходят к выводу, что младенец находится на стадии животного, обладающего только задним мозгом. Исключительно за счет него у новорожденного осуществляется дыхание, сосательные движения, движения рук, головы и т. д. Так как у него высшим работоспособным отделом является паллидум, многие авторы относят младенца к «паллидарному существу».

Пейпер (1956) в своей книге «Особенности деятельности мозга ребенка» приводит многочисленные доказательства отсутствия функционирования у грудного ребенка не только коры, но и ближайших к ней подкорковых образований. Указывая на некоторые отрицательные стороны физиологических экспериментов с удалением или выключением коры полушарий, Пейпер пишет, что «в лице грудного ребенка природа подарила нам возможность наблюдать неповрежденные стадии развития, при которых высшие центры вследствие незрелости еще не работают».

3. Электрическая деятельность коры больших полушарий у новорожденных животных и у новорожденного человека отсутствует в том виде, в каком она наблюдается у взрослых. Более того, в первый постнатальный период ритмическая электрическая активность у них почти совсем не отмечается.

При прямом отведении потенциалов от коры полушарий у животных (собака, кролик) В. Е. Делов (1947) записывал определенные ритмы в коре в ранние периоды жизни, но они характеризовались отсутствием регулярности и очень низким вольтажем колебаний.

А. С. Пенцик (1940) исследовал электрическую деятельность зрительной и моторной области коры полушарий у кроликов в возрасте от 19 дней зародышевой жизни и до взрослого состояния, сопоставляя ее с дан-

ными морфологическими  
развитием клеточных  
сразу после рождения  
ния, когда происходят  
клеточной структуры.  
отсутствуют или про  
14 дней после рожде  
сравнению с моторной  
тельно больше, здесь  
биопотенциалы. Изучая  
ности мозга у кроликов  
отмечает, что только к  
больших полушарий  
электрических колеба  
ее данным первые изме  
сти коры в виде кратк  
ции появляются на 3  
10 дней после рожде  
14 дней.

Наиболее ранний в  
зарегистрировать спонт  
ность коры мозга, по  
составляет 35 дней.  
Н. С. Мирзоянц (1961)  
месяца жизни в элект  
наблюдаются лишь ме  
туды. Общий вид этой  
ривой, получаемой в  
1/2—2 месяцев элект  
начинает отличаться  
Различия состоит не  
ния проявляются рит  
что в этот период во  
амплитуда медленных  
А. А. Волохов (19  
приходит к заключен  
бенка находится не в  
жениями младенца в  
тема. Более того, у  
денца экстрапирами  
чая только gl. palli  
щие сюда от corpus  
кт. Этим, в частнос



ными морфологического развития и, в частности, с развитием клеточных связей в коре. Он отметил, что сразу после рождения и в первый период после рождения, когда происходит первая стадия дифференцировки клеточной структуры, электрические колебания совсем отсутствуют или проявляются очень слабо. Через 14 дней после рождения, когда в зрительной коре по сравнению с моторной клеточные связи развиты значительно больше, здесь возникают и более выраженные биопотенциалы. Изучая развитие электрической активности мозга у кроликов и щенят, Н. И. Шилигина (1960) отмечает, что только к 2—3-м месяцам жизни в коре больших полушарий устанавливается обычный ритм электрических колебаний, свойственный взрослым. По ее данным первые изменения биоэлектрической активности коры в виде краткой и неустойчивой десинхронизации появляются на звуковое раздражение через 7—10 дней после рождения и на световое — через 10—14 дней.

Наиболее ранний возраст ребенка, когда удавалось зарегистрировать спонтанную биоэлектрическую активность коры мозга, по данным А. С. Чугунова (1956), составляет 35 дней. В последнее время в работе Н. С. Мирзоянц (1961) отмечено, что у детей до одного месяца жизни в электроэнцефалограмме бодрствования наблюдаются лишь медленные волны небольшой амплитуды. Общий вид этой электроэнцефалограммы подобен кривой, получаемой во время сна. Только в возрасте 1½—2 месяцев электроэнцефалограмма бодрствования начинает отличаться от электроэнцефалограммы сна. Различие состоит не только в том, что при бодрствовании проявляются ритмические колебания, но и в том, что в этот период во время сна значительно возрастает амплитуда медленных волн.

А. А. Волохов (1951), как и многие другие авторы, приходит к заключению, что кора новорожденного ребенка находится не в работоспособном состоянии и движениями младенца ведает только экстрапирамидная система. Более того, у новорожденного и грудного младенца экстрапирамидная система функционирует, включая только *gl. pallidum*, и тормозящие импульсы, идущие сюда от *corpus striatum*, в первое время отсутствуют. Этим, в частности, объясняется сходство атетондных



движений младенца с такими же движениями у взрослых при выпадении функций полосатого тела. Что касается анализаторной функции новорожденных младенцев, а также млекопитающих, то в первые месяцы жизни у них обнаруживается чувствительность к самым различным раздражителям, однако по характеру их ответных реакций на эти раздражители можно говорить лишь о весьма низком уровне анализаторной функции, что, по-видимому, и связано с фактическим отсутствием высших отделов головного мозга в этот ранний постнатальный период.

Итак, если высшие млекопитающие и человек рождаются с корой полушарий, которая еще не созрела для функционирования, то представляется интересным сопоставить с этими данными результаты исследования условных рефлексов в раннем онтогенезе.

Временные связи, которые можно называть условно-рефлекторными, появляются у животных вскоре после рождения. Так, по данным А. А. Волохова (1960), оборонительный двигательный рефлекс у кроликов образуется на 7—11-й день после рождения, т. е. в сроки, когда даже наиболее быстро созревающие области коры еще оказываются ни морфологически, ни функционально неразвившимися. Первые признаки условнорефлекторной двигательной-оборонительной функции у собак, по данным того же автора, отмечаются с 17—25-го дня, по В. А. Трошихину (1952), с 14—21-го дня, а у кошек с 22—28-го дня после рождения. Эти данные касаются первых проявлений искусственных условных рефлексов. В этот период рефлексy представляют собой еще неукрепившиеся реакции и по своему проявлению генерализованные. Упрочение и специализация этих условных рефлексов происходит в более поздние сроки, что, по-видимому, и следует связывать с созреванием коры и включением ее в условнорефлекторную деятельность.

Образование отрицательных рефлексов происходит в более позднем возрасте, чем положительных рефлексов. Так, по В. А. Трошихину, дифференцировочное торможение у собак образуется с 30-го по 60-й день жизни, но и в эти сроки оно еще не имеет стойкого характера. Г. А. Образцова (1952) нашла, что для образования дифференцировок у кроликов требуется тем большее число сочетаний, чем моложе животное к началу опытов.



А. Д. Слоним (1962) считает, что условные рефлексы у животных появляются сразу после рождения. Он подчеркивает то, что первыми условными рефлексами у новорожденных являются рефлексы, регулирующие легочное дыхание. Действительно, как показал В. А. Трошихин (1952), условный рефлекс на запаховый раздражитель у новорожденного щенка появляется уже после однодневного сосания матери.

Е. И. Калинина (1960) исследовала гистогенез коры у кроликов в начальный после рождения срок параллельно с изучением их условнорефлекторной деятельности. Ею установлено, что с 1-го по 5-й день у животных проявляется условно-безусловная пищевая реакция. В этот период кора не миелинизирована, клеточные отростки выражены слабо, так же как и ветвления дендритов. С 6-го дня намечается двигательный условнорефлекторный стереотип перемещения слепого крольчонка к матери для кормления. В этот период лишь намечается миелинизация коры. На 17—20-й день жизни отмечаются одиночные условнорефлекторные реакции на искусственные запаховые, зрительные и звуковые раздражители. Только к этому времени оформляется цитоархитектоника коры, клетки приобретают типологическую форму и обогащаются тигроидом, отмечается нейрофибриллярная сеть и другие признаки созревания коры полушарий.

Котята и щенки рождаются в то время, когда в мозговых структурах еще не созрели аппараты, управляющие локомоцией. И это, очевидно, связано не только с фактическим отсутствием коры полушарий, но и вышших подкорковых центров, так как удаление коры полушарий у взрослых животных значительно не отражается на их движениях (см. стр. 23).

То, что описано в отношении животных в определенной степени можно отнести и к человеку. Данные о возможности образования условных рефлексов у плодов, находящихся в утробе матери, противоречивы и спорны, однако все же нужно принимать во внимание опыты Спелта (D. Spelt, 1938, 1948), согласно которым у плодов последних двух месяцев беременности можно вызвать условную реакцию, если сочетать действие вибротактильного раздражения (условный раз-



дражитель) с действием сильного звука (безусловное раздражение).

Хорошо выраженные условные рефлексы у новорожденных устанавливаются к концу первого и началу второго месяца жизни (Н. И. Касаткин, 1948; М. П. Денисова и Н. Л. Фигурин, 1925, и др.), однако, по-видимому, представляется возможным образование у них временных связей и в более ранние сроки после рождения. Так, Тейлор-Джонс (L. Taylor-Jones, 1927), Маркис (1931) и др. считают, что условные рефлексы у новорожденных младенцев могут вырабатываться в течение первых 10 дней жизни. Маркис полагает, что средний мозг принимает участие в осуществлении этих условных реакций, так как к этому времени только он бывает миелинизирован и в функциональном отношении значительно более созревшим, чем лежащие выше отделы мозга. Унджеру (M. Wenger, 1936) удавалось вырабатывать мигательный рефлекс на вибрационное условное раздражение у новорожденных на 5-й день жизни.

М. М. Кольцова (1948) установила, что первые условные рефлексы на «положение для кормления» образуются к 9—10-му дню рождения. К этому же времени вырабатываются и искусственные рефлексы на тактильно-кинестетические раздражители. На изолированный тактильный или кожно-термический раздражители условные реакции обнаруживаются на 10—12-й день. При образовании искусственных рефлексов в этот период требуется большое количество сочетаний (200 и более). Изучая физиологические особенности сосательного акта ребенка, К. В. Шулейкина (1961) отмечает, что уже на 6—8-й день после его рождения этот рефлекс может иметь условнорефлекторную природу.

Необходимость выбора специальных и адекватных методик при исследовании условнорефлекторной деятельности у новорожденных животных и человека в значительной мере затрудняет и усложняет эти опыты. По-видимому, мы еще не достигли точных знаний о сроках появления у них первых условных рефлексов. Характерно, что в ходе изучения этого вопроса исследователи постепенно склоняются в сторону заключений о более раннем становлении условных рефлексов. Так, если Н. И. Красногорский в 1939 г. считал, что образование условных рефлексов у детей делается возможным со



второй половины года, то уже в 1951 г. он сократил этот срок до первых четырех недель жизни ребенка. Используя для наблюдения сосательный рефлекс и звуковые раздражения (тоны) как условные сигналы, А. И. Бронштейн и Е. П. Петрова (1952) считают, что проявление условных рефлексов у детей начинается с первого дня жизни.

Мы имеем пока еще очень скудные сведения о свойствах первых условных реакций у новорожденных. В самый первый период эти выработанные реакции не несут в себе всех характерных для условных рефлексов черт и некоторые из них, по-видимому, следует отнести к простейшим временным связям типа проторения или суммационного рефлекса. Общая закономерность условнорефлекторной деятельности животных и человека самого первого периода жизни состоит в неустойчивости проявлений выработанных реакций, наличии лишь генерализованных (диффузных) условных реакций, которые к тому же вырабатываются спустя значительное количество сочетаний.

Все материалы, которыми мы располагаем, показывают, что у высших животных и человека первого периода жизни условные рефлексy имеют определенное сходство с условными рефлексами декортицированных животных. В обоих случаях они осуществляются за счет деятельности подкорковых структур. С включением в деятельность коры на следующих этапах жизни приобретаемые нервные реакции организма совершенствуются, возникает высшая нервная деятельность, обладающая качественными признаками, присущими корковой функции.

Следовательно, едва ли нужно считать правильным, как полагают Г. А. Образцова (1952), А. И. Бронштейн и Е. П. Петрова (1952) и другие, что факты образования условных рефлексов у новорожденных должны свидетельствовать об обязательном участии в этом коры больших полушарий.

#### Условные рефлексy после удаления коры больших полушарий в раннем возрасте

Экстирпация коры больших полушарий у животных в раннем периоде онтогенеза ведет к иным последствиям, чем при удалении коры у взрослых животных.



Это касается как общего их поведения и анализаторной деятельности, так и условнорефлекторной функции.

Б. Н. Клосовский (1935) наблюдал за щенками, которые в первые дни после рождения подвергались удалению коры полушарий. Подкорковые образования при этом не повреждались. Такие животные в своем развитии в росте и весе не отличались от контрольных. Сон их был не нарушен, моторика, включая бег, не отличалась от нормы. У этих щенков оказалось возможным образование условных рефлексов на звуковые, обонятельные и приприоцептивные раздражения. Собаки сами отыскивали пищу, спали в определенном ящике и находили его, если он был переставлен в другое место. Через 1½ года после операции на вскрытии обнаружено отсутствие неокортекса, следов регенерации коры полушарий не имелось (Б. Н. Клосовский, Г. А. Васильев, 1961). Используя метод подрезки Мысливечек (J. Myslivček, 1956) выключал неокортекс у крыс в возрасте 5 дней. Он установил, что образование условных рефлексов и дифференцирование у таких животных не отличается от контрольных.

Доти (R. Doty, 1959) удалял у котят *area striata*, *gg. marginalis*, *splenialis et posterolateralis* и после этого не отмечал у них никаких зрительных дефектов. Животные образовывали дифференцировки, отличая форму треугольника от круга или квадрата и т. д. Далее, А. Б. Коган и Т. В. Иконникова (1955), а затем и Н. Н. Дзидзишвили (1956) пришли к аналогичным выводам, установив, что если в интервале до 2 месяцев после рождения у котят или щенят удаляется затылочная область коры полушарий, то после этого у них вырабатываются различные условные рефлексы на зрительные раздражители и, вообще зрение полностью восстанавливается. Б. Н. Клосовский и Г. А. Васильев (1961) повторили указанные выше опыты, используя для этого метод «усложненной побежки». Авторы отметили некоторые изменения зрительной функции у оперированных щенков, подвергнутых удалению 17, 18, 19 полей коры полушарий, однако в целом их данные подтверждают факты восстановления зрения после такой операции.

Как известно, у взрослых животных (собака, кошка, обезьяна) удаление затылочной области коры вызы-

взят зрительная функция (Мухоморов, 1938, и др.). Также предметного зрения. Операции на зрительной функции (1956) допускают щенят вследствие регенерации, которая у взрослых животных зрения основана на том оперированных животных области коры оказывается состоящей из нервных клеток структурой.

Однако Б. Н. Клосовский категорически отвергает регенерации целых отделов затылочных областей в ткани на месте удаленного дислокацией оставшихся шающих образованный де или при удалении коры Мысливечек с сотрудниками.

Если кора больших полушарий как объяснить факты восстановления условных рефлексов у них затылочных Г. А. Васильев (1961) под имеются дополнительные наблюдения, показывающие коры полушарий (неокортекс) нарушениям зрения, логичных операций у взрослых котят сохраняются за движущимися предметами.

Второе предположение, что «наши представления о разований в условнорефлективных более правдоподобны, чем в постнатальном



вадет значительные необратимые нарушения зрительной функции (Мунк, 1890; В. М. Бехтерев, 1901; Л. А. Орбели, 1908, и др.). Такие животные навсегда лишаются предметного зрения. Объясняя расхождения полученных данных в опытах на молодых и взрослых животных, А. Б. Коган и Т. В. Иванникова (1956), Н. Н. Дзидзишвили (1956) допускают восстановление зрительных функций после удаления затылочных долей у котят и щенят вследствие регенерации у них утраченной коры, которая у взрослых животных не происходит. Эта точка зрения основана на том, что при исследовании мозга оперированных животных место удаленной затылочной области коры оказывается заполнено мозговой тканью, состоящей из нервных клеток с типичной многослойной структурой.

Однако Б. Н. Косовский и Г. А. Васильев (1961) категорически отвергают возможность гистологической регенерации целых отделов головного мозга вообще и затылочных областей в частности. Наличие нервной ткани на месте удаленного участка мозга они объясняют дислокацией оставшихся частей коры, постепенно замещающих образованный дефект. На отсутствие регенерации при удалении коры у молодых крыс указывают Мысливечек с сотрудниками (1961).

Если кора больших полушарий не регенерирует, то как объяснить факты восстановления зрения и зрительных условных рефлексов у щенков и котят после удаления у них затылочных долей? Б. Н. Косовский и Г. А. Васильев (1961) полагают, что в коре, может быть, имеются дополнительные, неизвестные еще зрительные области. Однако этому противоречат их же собственные наблюдения, показывающие, что удаление у котят всей коры полушарий (неокортекса) не ведет к таким серьезным нарушениям зрения, какие наблюдаются после аналогичных операций у взрослых животных. Эти оперированные котята сохраняют возможность ходить и бегать за движущимися предметами.

Второе предположение авторов, состоящее в том, что «наши представления об участии подкорковых образований в условнорефлекторной деятельности далеко не соответствуют тому, что имеется в действительности», кажется более правдоподобным. В самом деле на ранних этапах постнатального онтогенеза, когда кора полу-



шарий еще не достигла своего дееспособного состояния, подкорковые образования оказываются уже более или менее сформированными. По-видимому, при помощи последних и осуществляются простые условные рефлексы, которые наблюдаются в этот ранний период жизни животных. По мере созревания мозга замыкание условных рефлексов в значительной мере переходит в кору больших полушарий. Подобная онтогенетическая эволюция соответствует и филогенетическому развитию мозга, она не противоречит известному в физиологии центральной нервной системы так называемому принципу «перемещения функций».

Итак, вся деятельность позвоночных животных, начиная с простых и кончая человеком, основывается на неперенном образовании в центральной нервной системе временных связей. С развитием мозга эволюционируют и временные связи. Свойства временных связей в процессе развития изменяются и это находит свое выражение во все большем и большем совершенствовании деятельности организма по отношению к его окружающей среде. Если на ранних стадиях филогенеза суммационный рефлекс представляет собой кратковременный элементарный механизм приспособления, то в дальнейшем возникают качественно иные временные связи, обуславливающие проявление истинного условного рефлекса, достигающего в своей эволюции высшего уровня в мозговой деятельности человека. Известное отражение эволюции временных связей обнаруживается и в онтогенезе высших животных, при котором на ранних стадиях постнатального развития, когда еще высшие образования мозга ни функционально, ни морфологически не созрели, обнаруживаются примитивные условные рефлексы, связанные с деятельностью субкортикальных образований.

КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ  
ОБРАЗОВАНИЯ И

Для того чтобы при  
суждению вопроса об уч  
осуществлении условных  
нужно коснуться некот  
общее отношение к выя  
регуляции вегетативных  
низации любого условног  
конкретных знаний связе  
ваний с теми или иными

Влияние раздраж  
на деятельность

Влияния коры больших  
внутренних органов впер  
тах с электрическим разд  
сти. Через четыре года по  
и Гитцига (G. Fritsch a.  
евский (1874) показал,  
вызвать не только соматич  
протекания вегетативных  
области круциатной боро  
замечались изменения в  
той системы и дыхания.  
верждены и расширены  
ва и Н. А. Миславского  
ва (1892) и др. Экспер  
Бака) с раздражением



## КОРА БОЛЬШИХ ПОЛУШАРИЙ, ПОДКОРКОВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ И ВНУТРЕННИЕ ОРГАНЫ

Для того чтобы приступить к непосредственному обсуждению вопроса об участии высших отделов мозга в осуществлении условных рефлексов внутренних органов, нужно коснуться некоторых исследований, имеющих общее отношение к выяснению роли этих структур в регуляции вегетативных процессов. Особенности организации любого условного рефлекса трудно понять без конкретных знаний связей отдельных мозговых образований с теми или иными функциями.

### Влияние раздражений коры полушарий на деятельность внутренних органов

Влияния коры больших полушарий на деятельность внутренних органов впервые были обнаружены в опытах с электрическим раздражением корковой поверхности. Через четыре года после известных опытов Фритча и Гитцига (G. Fritch a. E. Hitzig, 1870) В. Я. Данилевский (1874) показал, что, раздражая кору, можно вызвать не только соматические эффекты, но и изменение протекания вегетативных процессов. При раздражении области круциатной борозды и сигмовидной извилины отмечались изменения в деятельности сердечно-сосудистой системы и дыхания. Эти данные затем были подтверждены и расширены в исследованиях В. М. Бехтерева и Н. А. Миславского (1886, 1889), А. М. Черевкова (1892) и др. Эксперименты на животных (кошка, собака) с раздражением коры больших полушарий



электрическим током получили весьма широкое распространение, они и до настоящего времени являются одним из основных способов выявления корковых влияний на внутренние органы.

В последующих исследованиях было обнаружено, что сосудистые и сердечные реакции вызываются не только с ограниченной части коры полушарий, но с довольно широкой ее области, которая, однако, все же сосредоточена в передней ее части [Хофф и Грин (E. Hoff a. N. Green, 1936), Дельгадо и Ливингстон (J. Delgado a. R. Livingston, 1948), Уэлл и Девис (P. Wall a. G. Davis, 1951) и др.].

Аналогичные изменения в сердечно-сосудистой системе отмечались и тогда, когда раздражалась передняя часть лимбической области, а также гиппокамп [Кремер (W. Kremer, 1947), Уард (A. Ward, 1948), Каада (B. Kaada, 1951), Ананд и Дуа (B. Anand a. S. Dua, 1956) и др.].

При раздражении различных областей коры регистрируются изменения дыхания [Мунк, 1882; В. М. Бехтерев, 1906; Тоуэр (S. Tower, 1936) и др.], изменения моторики и секреции желудочно-кишечного тракта [Бошфонтен (L. Bochfontain, 1876), В. М. Бехтерев и Н. А. Миславский, 1889; Дейви, Каада и Фэлтон (L. Davey и др., 1950), Бабкин и Кайт (B. Babkin a. W. Kite, 1950) и др.], мочевого пузыря (В. М. Бехтерев и Н. А. Миславский, 1889), а также и других внутренних органов.

Данные, полученные при раздражении коры животных электрическим током, подтверждаются и в наблюдениях на людях. Л. А. Корейша (1952) во время операции на головном мозге человека регистрировал артериальное давление в тыльной артерии стопы и отмечал повышение его при раздражении премоторной зоны коры полушарий.

Пенфильд и Джаспер (N. Penfield a. H. Jasper, 1954), описывая моторное и сенсорное представительство в ролландовой сенсомоторной области, а также и дополнительные моторные и вторичные сенсорные области, отмечают наличие в них участков, раздражение которых вызывает изменения деятельности различных отделов желудочного тракта, дыхательного аппарата, сердца и т. д.

Таким образом, раздражение коры электрическим током показывает, что в доминирующей области коры с функциональной точки зрения существуют центры, от которых идут нервные импульсы к различным внутренним органам. По мере того, как раздражение коры переходит в область вегетативных органов, от которых возбудительный импульс идет к изменению вегетативных функций. Однако пока не получены данные, позволяющие считать, что эти влияния являются прямыми путями к вегетативным элементам.

Каковы в функциональном смысле влияния раздражения коры на внутренние органы, до настоящего времени неясно. Возможно, при этом в коре или иного афферентного представления органов, обнаруживаемого при раздражении электрических ответов. Но в настоящее время занимают весьма незначительное место. Весьма вероятно, что в этих случаях речь идет о ретикулярной системе, которая на нижележащие отделы оказывает влияние. Кстати, исследования показывают, что раздражение коры может облегчать или тормозить деятельность вегетативных органов.

<sup>1</sup> Некоторые данные по этому вопросу см. у С. Г. Нарикашвили (1961).



Таким образом, многочисленные опыты с раздражением электрическим током коры больших полушарий показывают, что в последней имеются расположенные на значительной площади нервные элементы, связанные с функцией внутренних органов. Однако на основании всех этих фактов делать какие-либо определенные выводы о значении данных областей коры для деятельности внутренних органов весьма затруднительно. Несомненно лишь то, что в областях коры, раздражение которых ведет к изменению вегетативных функций, находятся нейроны, от которых возбуждение распространяется до внутренних органов. По мнению А. М. Гринштейн (1946), Уэлла и Девиса (1951), Линдгрена (P. Lindgren, 1955), Увнеса (B. Uvnäs, 1960) и др., это возбуждение переключается на гипоталамическом или бульбарном уровнях. Однако пока не получено убедительных данных, показывающих, что эти влияния могут распространяться, минуя подкорковые образования. Наличие обширных площадей коры полушарий, раздражение которых изменяет функции внутренней сферы организма, делает невозможным аналогию их с эффекторными корковыми соматическими центрами, имеющими строгую локализацию и прямые пути к спинномозговым двигательным элементам.

Каковы в функциональном смысле клетки коры, раздражения которых вызывает изменения в деятельности внутренних органов, до настоящего времени остается неясным. Возможно, при этом возбуждаются клетки того или иного афферентного представительства внутренних органов, обнаруживаемого при регистрации первичных электрических ответов. Но так как эти представительства занимают весьма незначительные области коры, то скорее всего здесь следует искать другое объяснение. Весьма вероятно, что в этих случаях принимает участие нисходящая система ретикулярной формации, влияния которой на нижележащие отделы мозга теперь хорошо известны<sup>1</sup>. Кстати, исследования Баха (L. Bach, 1952), показывают, что раздражение ретикулярной формации может облегчать или тормозить вегетативные рефлексy.

<sup>1</sup> Некоторые данные по этому поводу можно найти в обзоре С. П. Нарикашвили (1961).







ных собаках отметил, что вегетативные функции в по-  
койном состоянии протекают у них на том же уровне,  
что и до операции. Температура тела не изменяется,  
частота сердечных сокращений и электрокардиограмма  
соответствует тому, что наблюдалось до операции. Про-

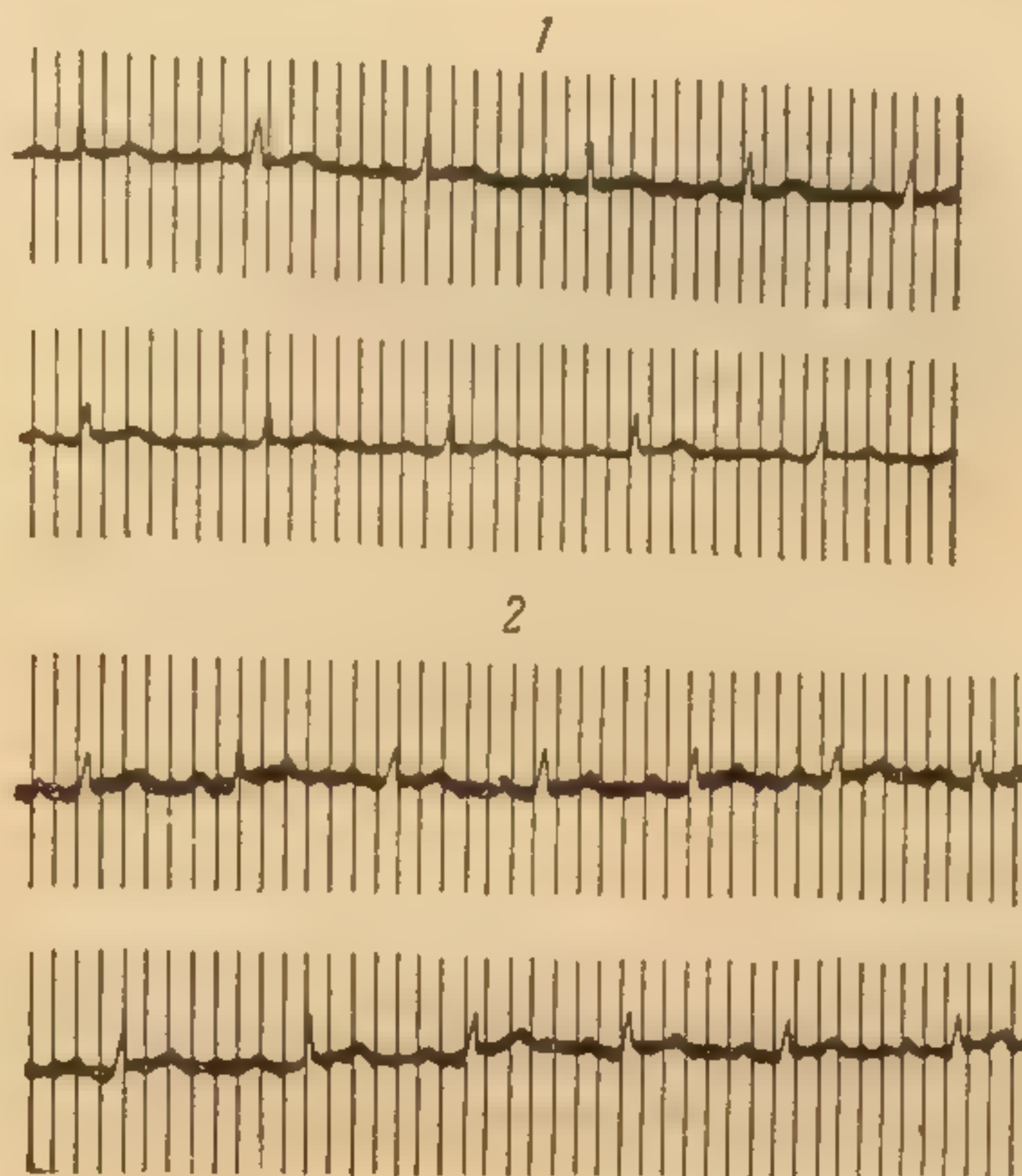


Рис. 27. Отсутствие изменений в электрокардиограмме (электроэнцефалокардиограмма у кошки № 30 после лишения ее коры больших полушарий).

1—электрокардиограмма до декортикации, 2—электрокардиограмма через 1 месяц после декортикации.

веденные в нашей лаборатории наблюдения (В. А. Сосенков, 1961) также показывают, что дыхание, сердечная деятельность и другие вегетативные функции в покоем состоянии у декортицированных кошек не отличаются от таковых у нормальных животных. О. Загер (1960) наблюдал у декортицированных кошек определенные изменения в электрокардиограмме, выражавшиеся, в частности, в извращении зубца Т. Некоторые изменения наблюдал и В. А. Сосенков в своих опытах, однако они относительно быстро исчезали и через 1—1½ месяца после декортикации электрокардиограмма у кошек, как правило, была в норме (рис. 27).



Удаление передних частей коры мозга, где, по общему мнению, сосредоточены главные вегетативные центры, вызывает различные и даже прямо противоположные эффекты. Так, например, Н. А. Советов (1952) отмечал снижение артериального давления после вы-

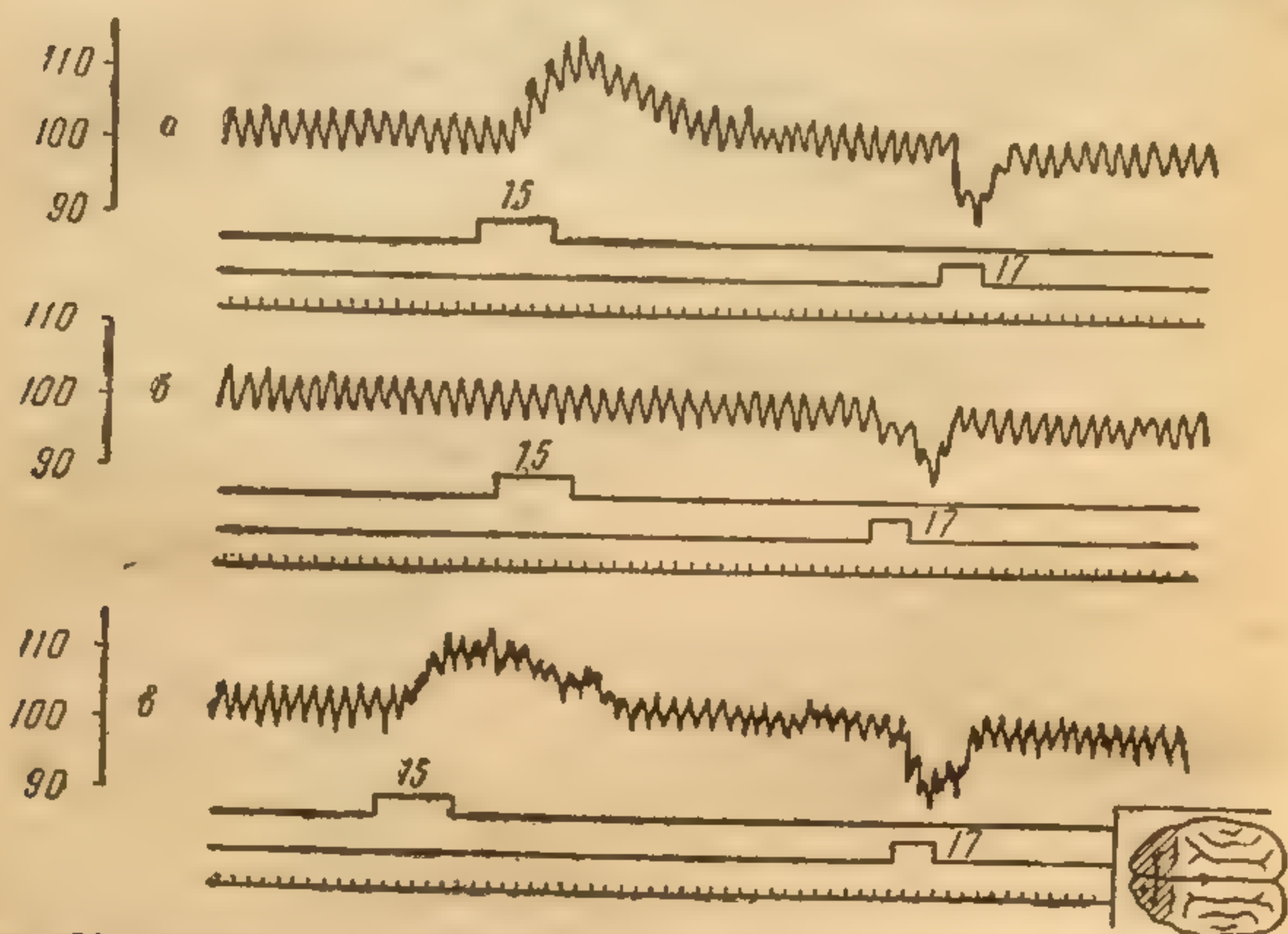


Рис. 28. Отсутствие изменений в артериальном давлении и проявление синокаротидного рефлекса при холодном выключении сосудодвигательной области коры полушарий. Без наркоза (миорелаксин).

А—до охлаждения; Б—через 15 минут от начала охлаждения; В—через 10 минут по прекращении охлаждения. Значение кривых (сверху вниз): артериальное давление (шкала—в мм рт. ст.), раздражение сосудодвигательного пункта коры (см. схему мозга), раздражение каротидного синуса (цифры—расстояние в см между катушками), отметка времени (3 секунды). На схеме мозга штриховкой показана охлаждаемая область коры полушарий.

ключения лобных долей у собак, по данным же Б. И. Баяндурова (1949), Э. С. Алексеенцевой (1954), Г. С. Кванталиани (1954), экстирпация этих областей коры приводит к повышению артериального давления. Ананд, Дуа и Чхина (B. Anand, S. Dua, a. G. China, 1957) указывают, что артериальное давление после удаления лобных долей падает и т. д. Эти противоречивые данные свидетельствуют об отсутствии постоянно направленных влияний коры на лежащие ниже вегетативных центры. Эффекты от ее удаления, очевидно, обуславливаются функциональным состоянием как самой коры,

Б. И. Баяндурову (1949), Э. С. Алексеенцевой (1954), Г. С. Кванталиани (1954), экстирпация этих областей коры приводит к повышению артериального давления.

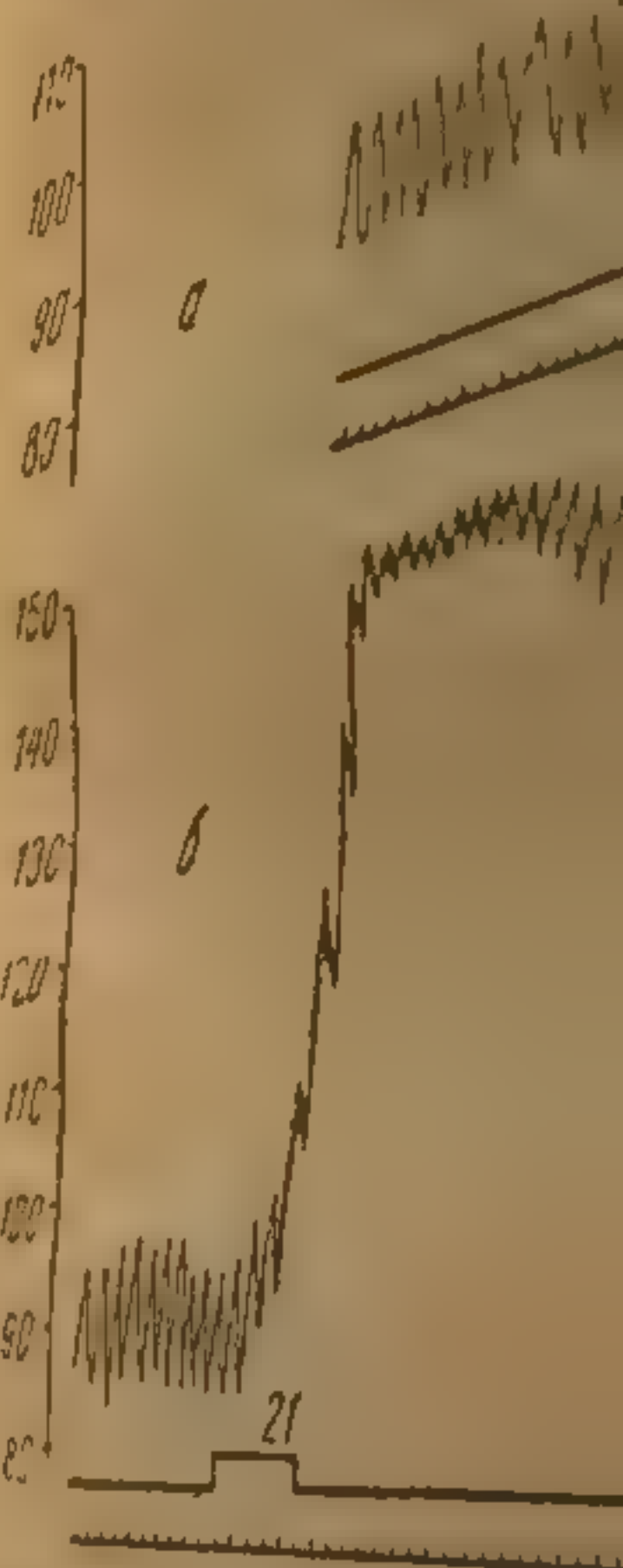


Рис. 29. Отсутствие изменений в артериальном давлении и проявление синокаротидного рефлекса при холодном выключении сосудодвигательной области коры полушарий. Без наркоза (миорелаксин).

А—до стрихнинизации; Б—в период стрихнинизации. Значение кривых (сверху вниз): артериальное давление (шкала в мм рт. ст.), раздражение каротидного синуса (цифры—расстояние в см между катушками), отметка времени (3 секунды). На схеме мозга штриховкой показана охлаждаемая область коры полушарий.

Избегая хирургического вмешательства (Н. Ю. Баяндуров, 1960), мы изучали влияние выключения передней части лобных долей на повышение артериального давления рефлекса. Для выяснения ее возбудимости мы проводили опыты с помощью стрихнина. Опыты проводились на собаках, так и на крысах.



так и подкорковых образований. Известную роль в наблюдаемых явлениях могут играть мозговая травма, влияние образующегося рубца и вторичные изменения в подкорке, происходящие после экстирпаций тех или иных областей коры полушарий.

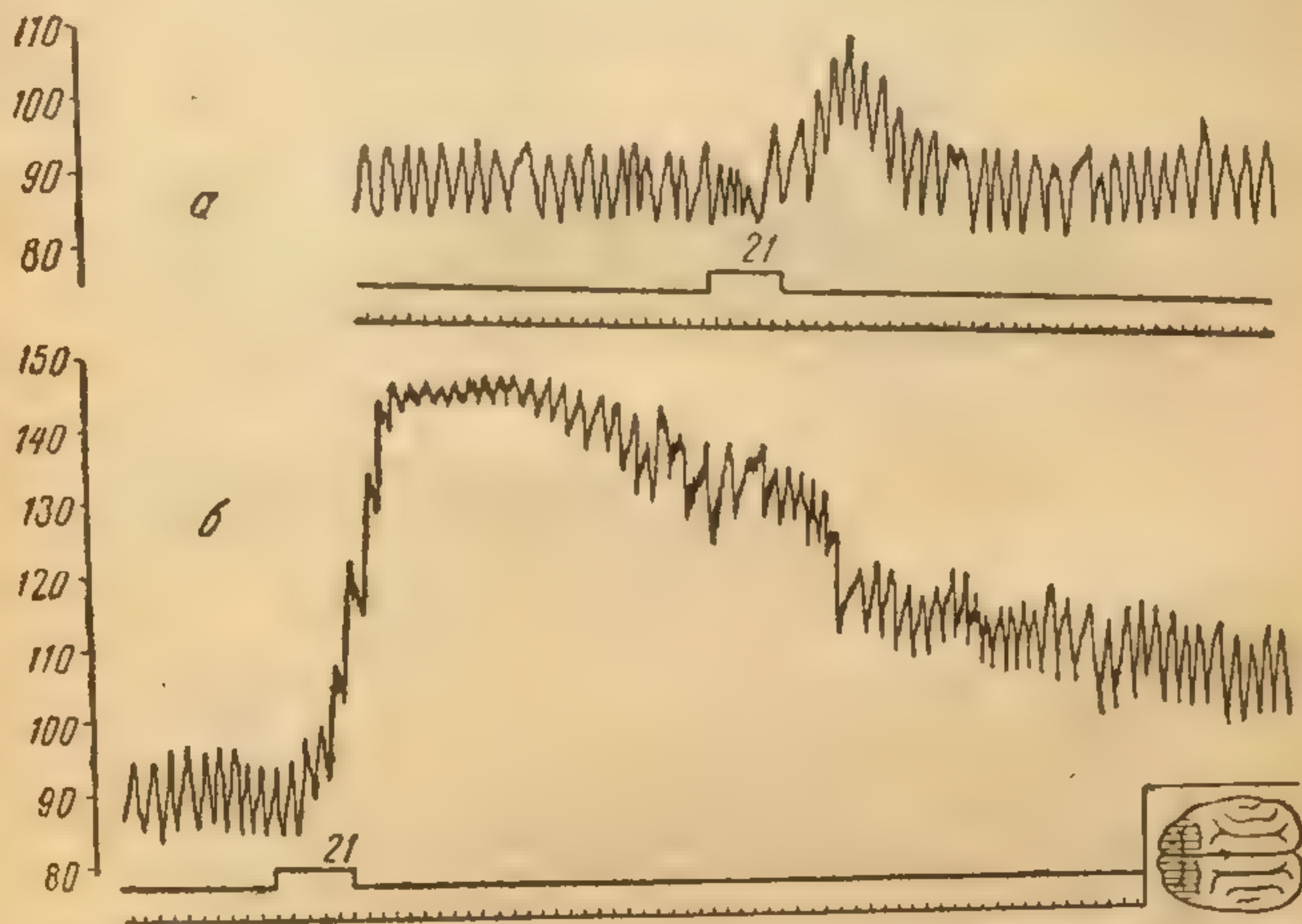


Рис. 29. Отсутствие изменений в артериальном давлении при стрихнинизации сосудодвигательной области коры полушарий и влияние стрихнинизации на эффекты от раздражения ее электрическим током. Без наркоза (миорелаксин).

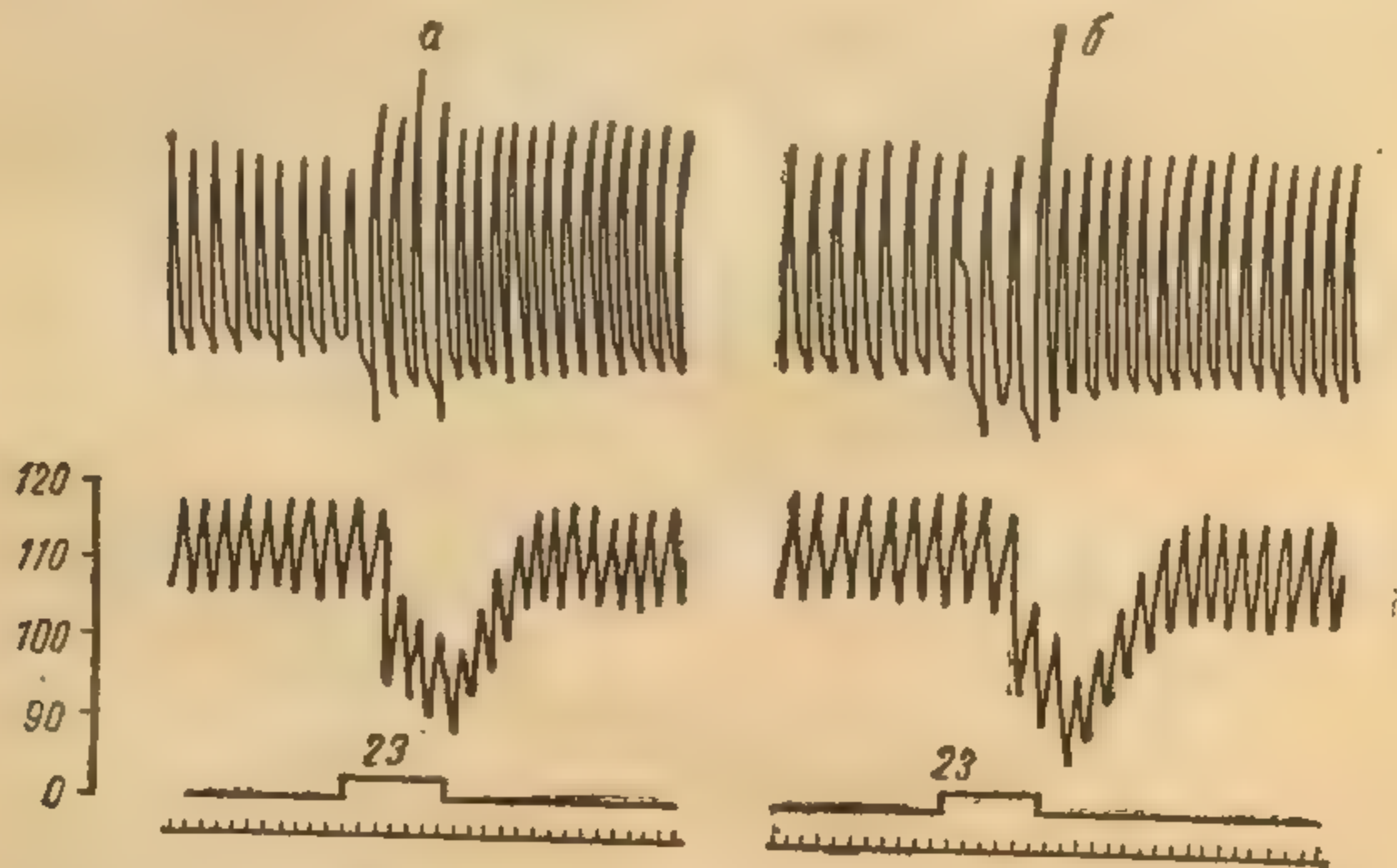
А — до стрихнинизации; Б — в период стрихнинизации. Сверху вниз: артериальное давление (шкала в мм рт. ст.), раздражение сосудодвигательного пункта коры (см. схему мозга), отметка времени (3 секунды).

Избегая хирургического вмешательства в своих экспериментах (Н. Ю. Беленков и Г. Н. Сметанкин, 1960), мы изучали влияние временного (холодового) выключения передней части коры полушарий, а также повышения ее возбудимости (стрихнинизацией) на величину артериального давления и проявление синокаротидного рефлекса. Для этого мы (Н. Ю. Беленков и соавторы, 1958) разработали метод, позволивший в остром опыте с помощью специальных капсул выключать на определенный период большие или меньшие области коры. Опыты производились как на наркотизированных, так и на ненаркотизированных кошках с



применением курареподобных веществ и искусственного дыхания.

Эти эксперименты показали, что холодовое выключение сигмовидных извилин, а также прилегающих к ним других областей коры (в том числе и орбитальных извилин) не изменяет общего уровня артериального



Риз. 30. Отсутствие изменений в артериальном давлении при стрихнинизации сосудодвигательной области коры полушарий и отсутствие влияний стрихнинизации ее на эффекты раздражения каротидного синуса электрическим током.

А — до стрихнинизации; Б — в период стрихнинизации. Значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, артериальное давление (шкала — в мм рт. ст.), отметка раздражения каротидного синуса, отметка времени (3 секунды).

давления (рис. 28). Не изменяет уровня артериального давления и приложение к этой области фильтровальной бумажки, смоченной 1% раствором стрихнина, хотя сосудистый эффект при электрическом раздражении этой области коры теперь становится резко увеличенным (рис. 29). Далее мы исследовали влияние холодового выключения и стрихнинизации указанной выше области на протекание синокаротидного сосудистого рефлекса. Оказалось, что раздражение электрическим током каротидного синуса в этих условиях не изменяет величины и характера протекания синокаротидного рефлекса ни при выключении сосудодвигательной области коры, ни при повышении ее возбудимости (рис. 28 и 30). Полученные данные дают основание полагать, что лежащие ниже нервные центры, участвующие в регуляции



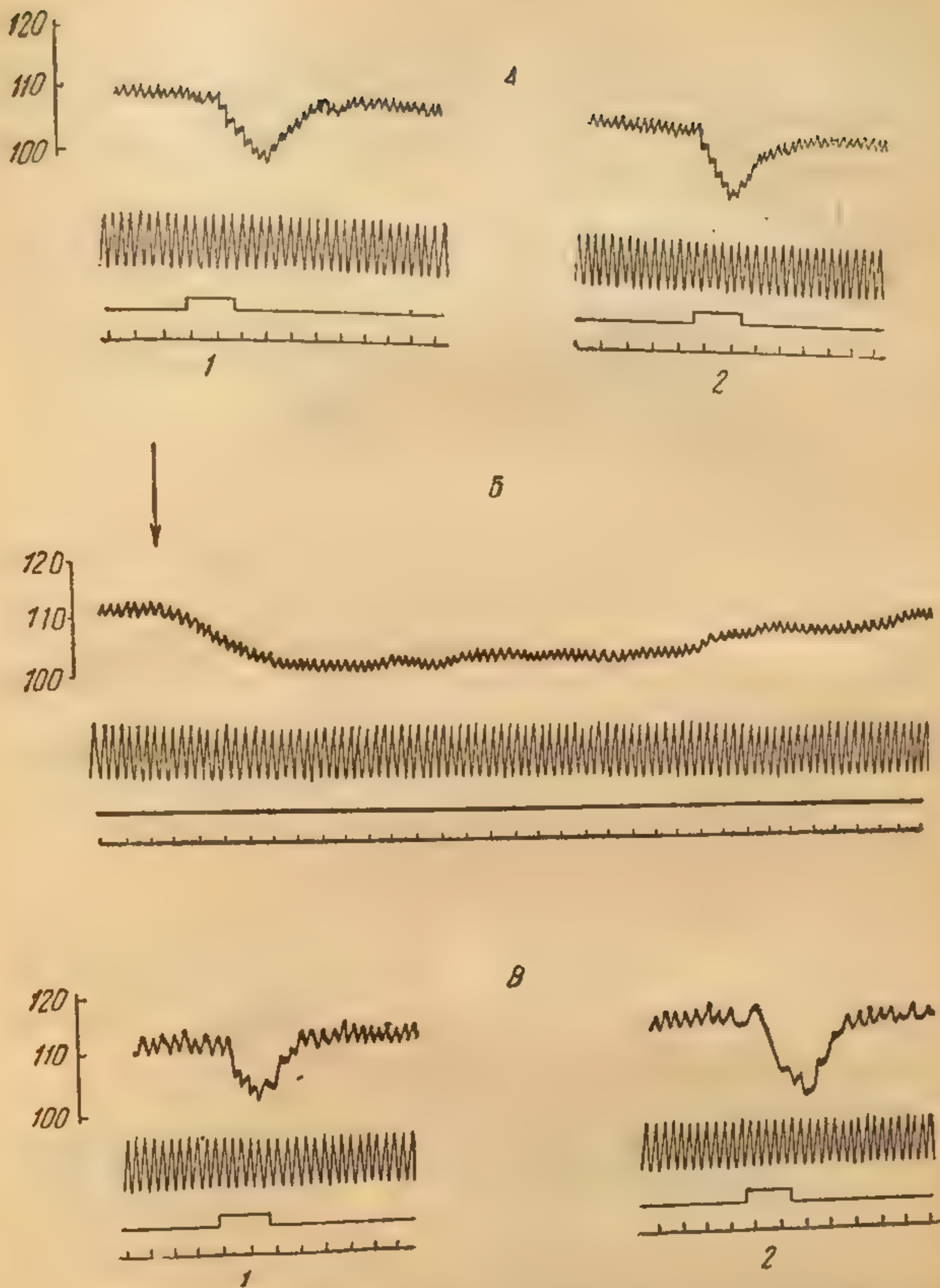
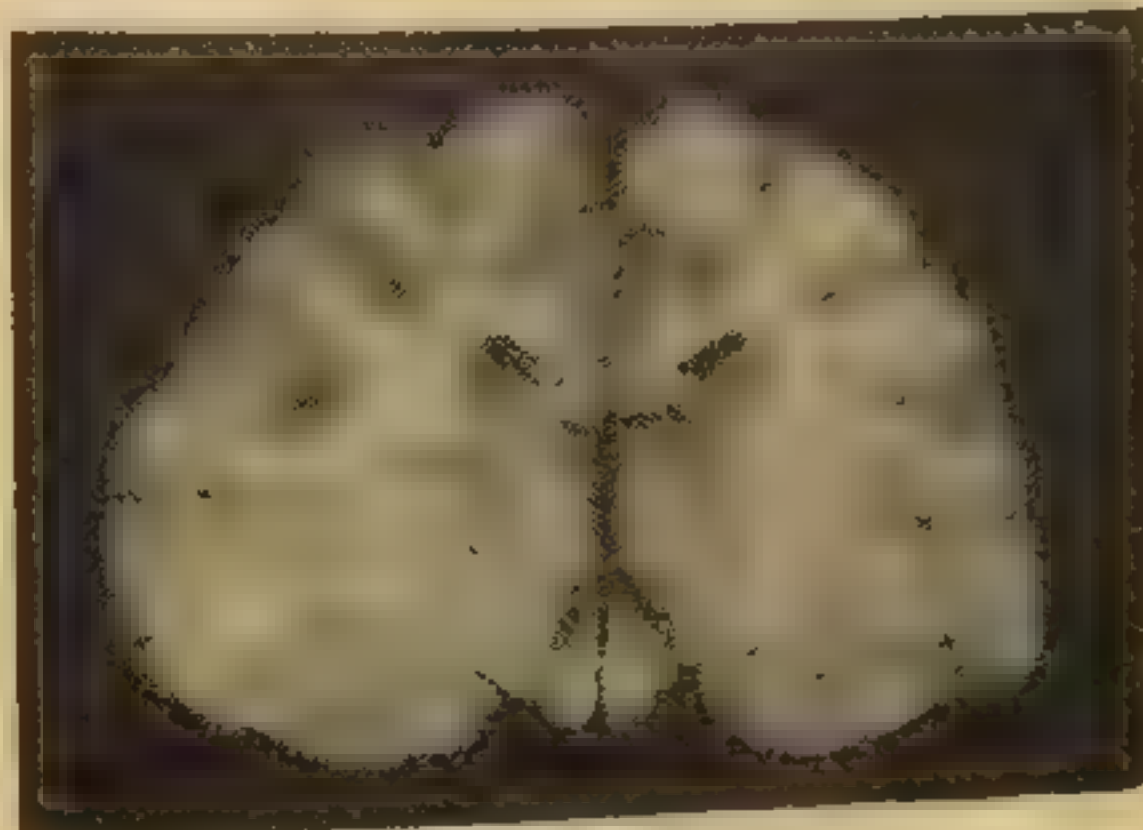


Рис. 31. Артериальное давление после разрушения гипоталамуса. Без наркоза (прокурин). Искусственное дыхание.



А--до разрушения гипоталамуса: 1--раздражение коры больших полушарий; 2--раздражение каротидного синуса; Б--после разрушения гипоталамуса (показано стрелкой); В--раздражение коры больших полушарий (1) и каротидного синуса (2) после разрушения гипоталамуса. Сверху вниз: артериальное давление в мм рт. ст. (шкала), пневмограмма, раздражение, отметка времени (5 секунд). Внизу на снимке показана область разрушения.



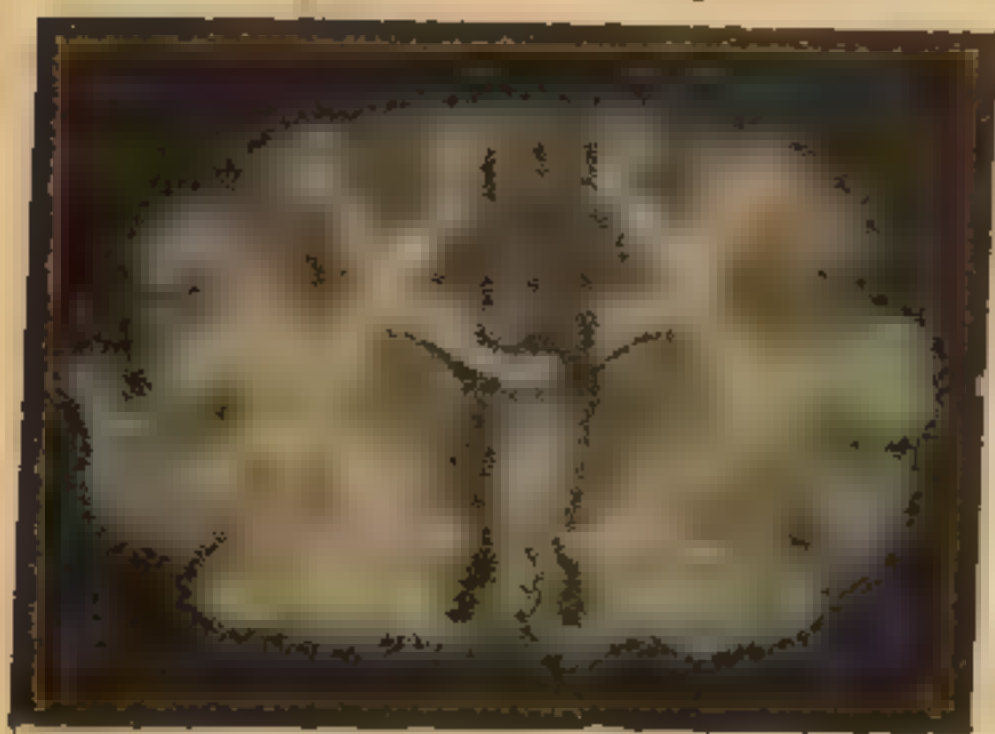
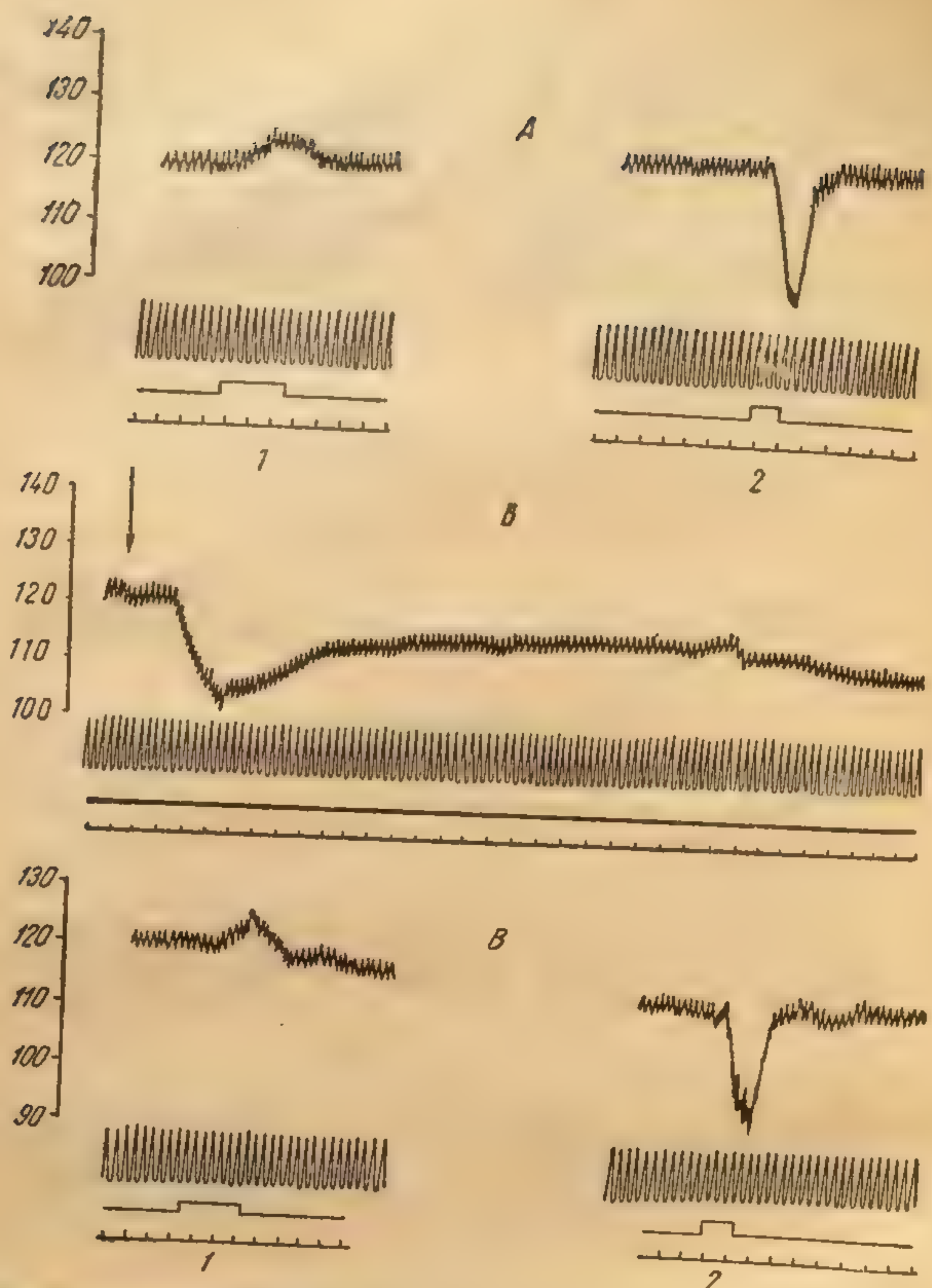


Рис. 32. Артериальное давление при выключении гипоталамуса введением в него аминазина. Без наркоза (прокуран). Искусственное дыхание.

А—до введения аминазина: 1—раздражение коры больших полушарий; 2—раздражение каротидного синуса. Б—после введения аминазина (показано стрелкой). На В: 1 — раздражение коры больших полушарий; 2 — раздражение каротидного синуса через 7 минут после введения аминазина. Сверху вниз: артериальное давление в мм рт. ст. (шкала), пневмограмма, раздражение, отметка времени (5 секунд). Внизу на снимке показано положение в мозгу трубочек, через которые вводился аминазин.



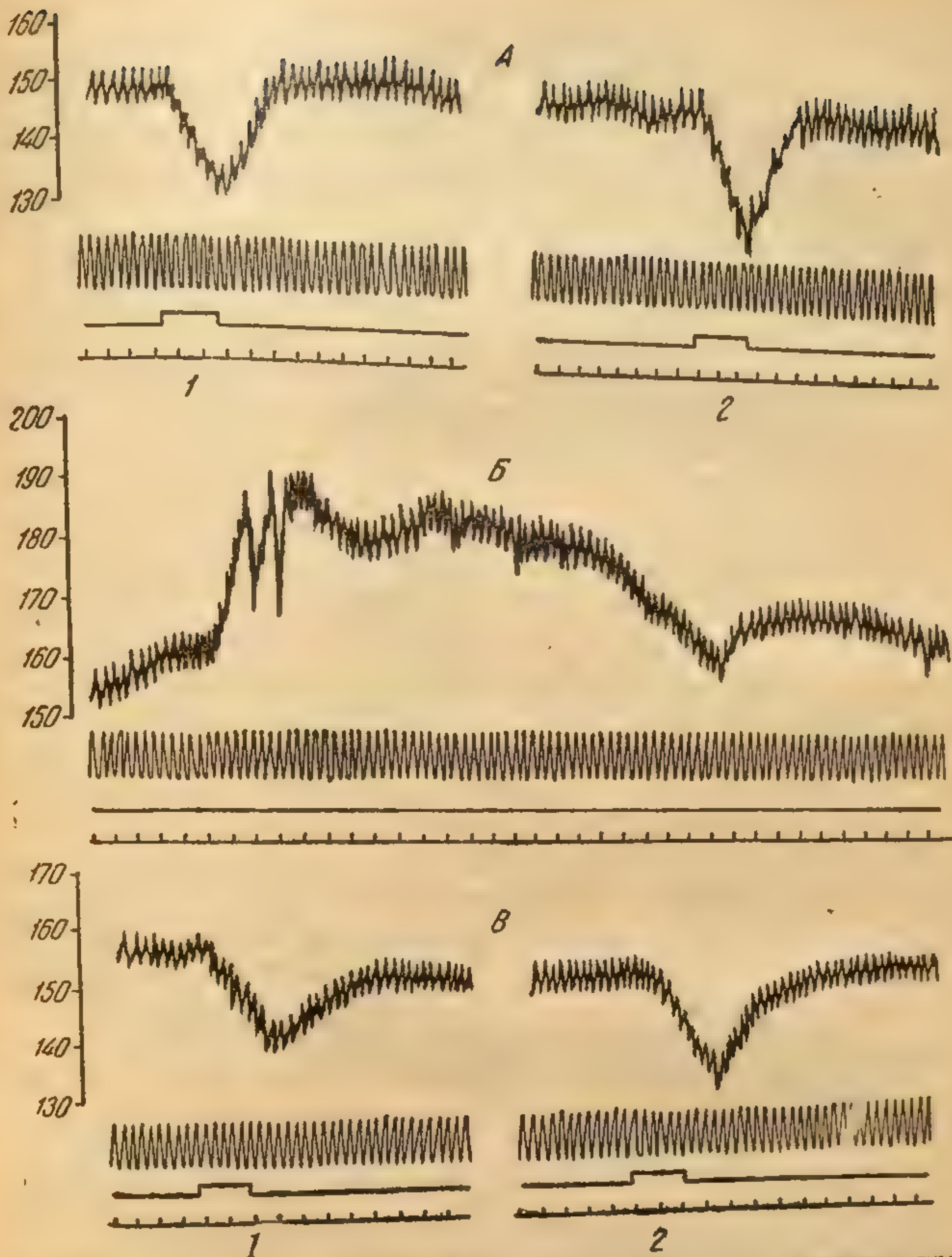


Рис. 33. Артериальное давление при повышении возбудимости гипоталамуса стрихнинизацией. Без наркоза (прокурин). Искусственное дыхание. А—до введения стрихнина: 1—раздражение коры больших полушарий; 2—раздражение каротидного синуса; Б—через 3 минуты после введения стрихнина в область гипоталамуса. На В: 1—раздражение коры больших полушарий; 2—раздражение каротидного синуса через 5 минут после введения стрихнина. Сверху вниз: артериальное давление в мм рт. ст. (шкала), пневмограмма, раздражение, отметка времени (5 секунд). Внизу на снимке показано положение трубочек в мозгу, через которые вводился раствор стрихнина.



артериального давления, не всегда находятся под влиянием коры больших полушарий.

Последующие эксперименты Г. Н. Сместанкина (1961, 1962) показали, что выключение (разрушением или локальным введением аминазина) или повышение возбудимости (локальным введением стрихнина) гипоталамуса в отличие от аналогичных воздействий на кору полушарий вызывает изменение артериального давления, но кратковременное (3—12 минут). Изменений в протекании эффектов от электрического раздражения коры полушарий и каротидного синуса в этих случаях не происходит (рис. 31, 32, 33). Однако выключение (разрушением, перерезкой или введением аминазина) сосудодвигательного центра продолговатого мозга приводит к значительному снижению артериального давления, удерживающемуся в течение длительного времени. При этом исчезают как синокаротидный рефлекс, так и эффекты от раздражения коры полушарий и гипоталамуса (рис. 34).

Полученные в этих опытах результаты свидетельствуют, что в данных условиях эксперимента уровень артериального давления и проявление синокаротидного рефлекса в основном зависят от состояния сосудодвигательного центра продолговатого мозга, в то время как лежащие выше отделы заметных влияний на это не оказывают.

В тех же случаях, когда кора полушарий оказывает влияние на вегетативные функции, а это в определенных условиях имеет место, эти воздействия, очевидно, не носят чисто рефлекторного характера. Кора полушарий не является местом замыкания вегетативных рефлекторных дуг в классическом понимании. Удаление ее не лишает организма ни одного из всех известных вегетативных рефлексов, в то время как разрушение определенных подкорковых структур ведет к необратимым выпадениям соответствующих рефлекторных реакций. Кора полушарий представляет собой надстройку над основны-

Рис. 34. Наличие изменений в артериальном давлении (электромагнетрическая регистрация в мм рт. ст.) до перерезки продолговатого мозга (I) и отсутствие изменений после перерезки (на уровне задней трети ромбовидной ямки) (II).

А — до раздражения; Б — после раздражения: 1 — сосудодвигательного пункта коры полушария, 2 — средней части гипоталамуса и 3 — каротидного синуса.

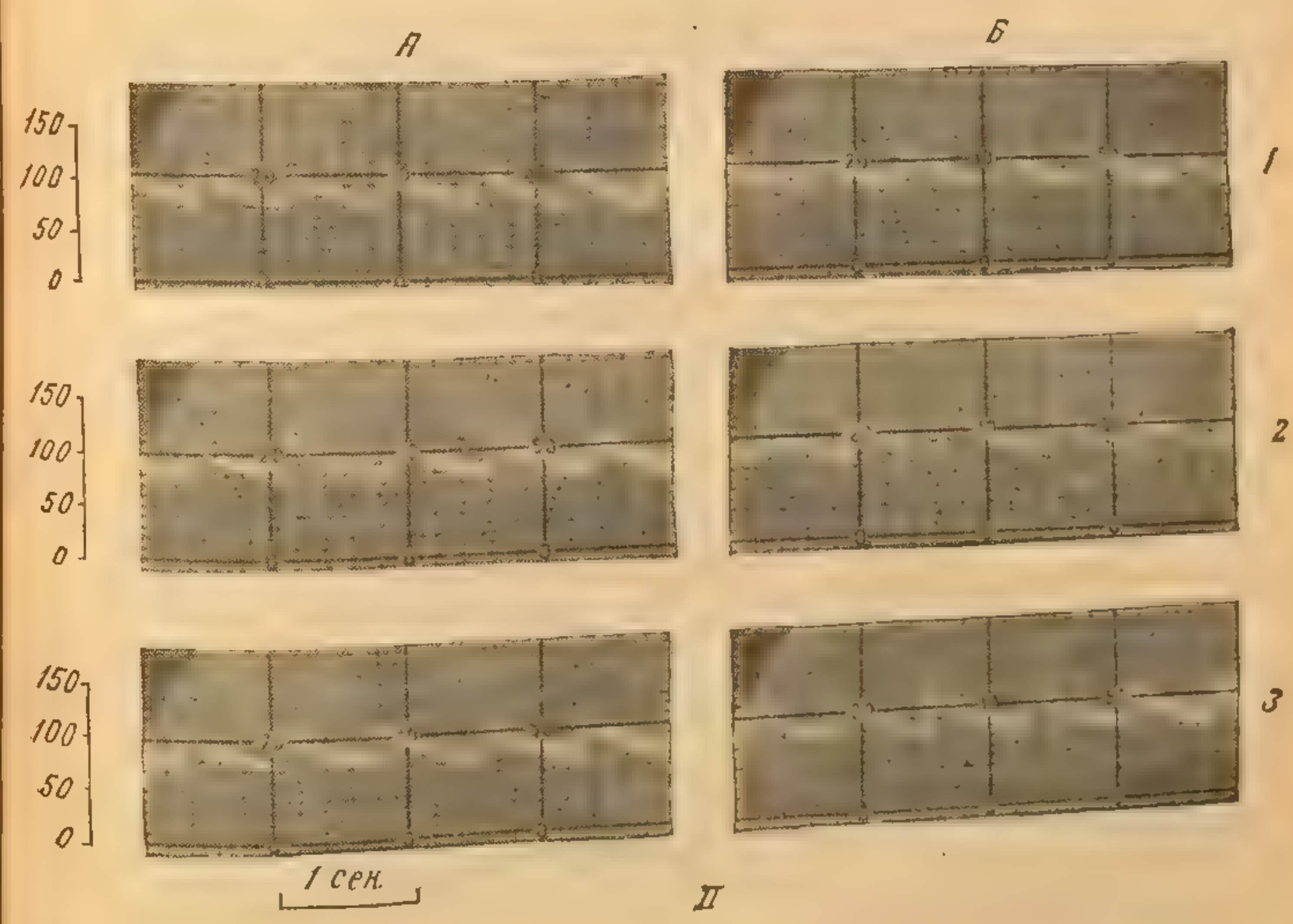
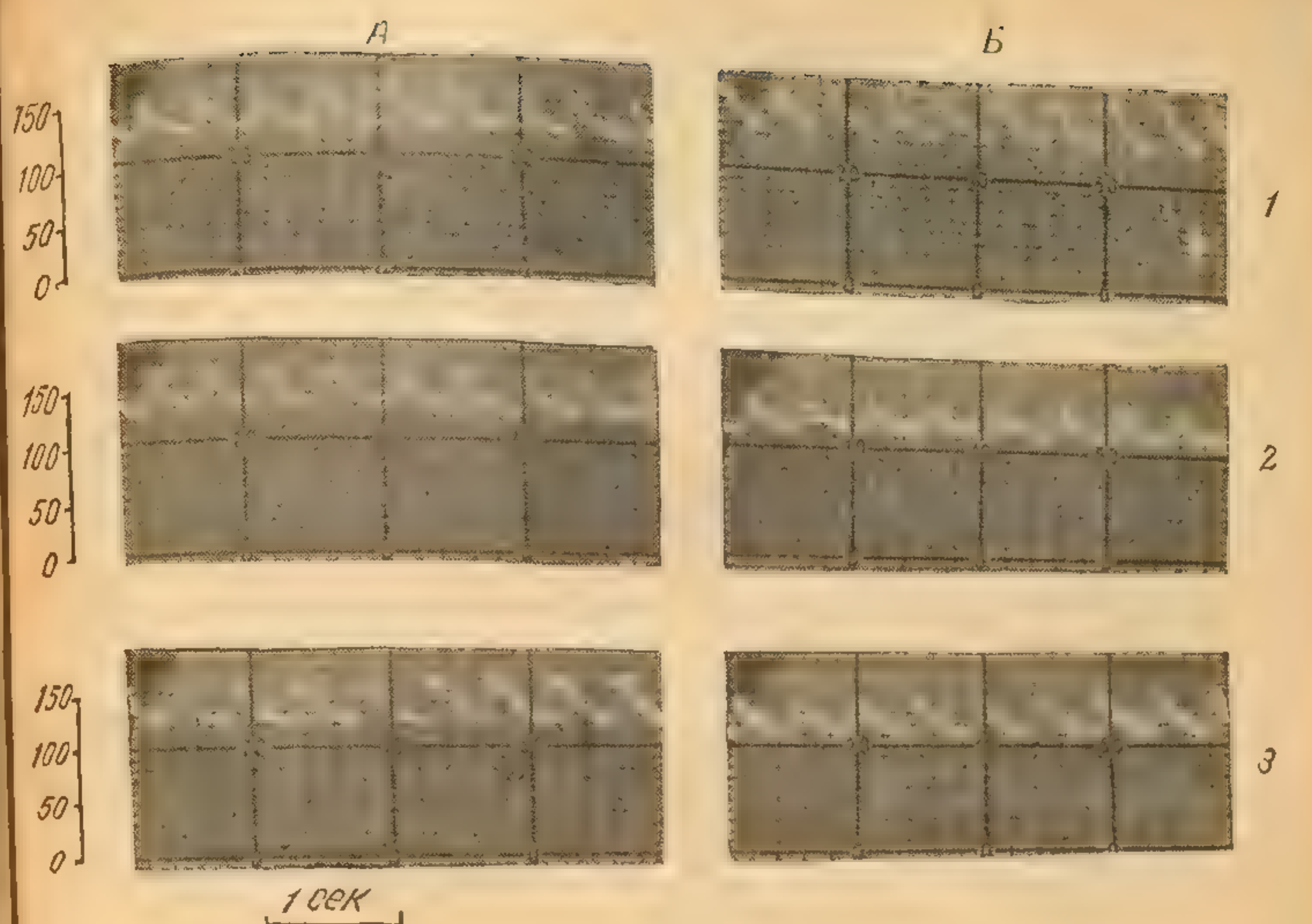


...ются под  
...метанкина (19...  
...разрушением...  
...повышением...  
...хнинна) гипот...  
...ействий на кор...  
...льного давления  
...нений в проте...  
...дражения коры  
...случаях не про...  
...ючение (разру...  
...азина) сосудо...  
...зга приводит к  
...давления, удер...  
...мени. При этом  
...так и эффекты  
...гипоталамуса

...свидетельству...  
...уровень арте...  
...отидного реф...  
...удодвигатель...  
...то время как  
...на это не ока...

...рий оказывает  
...определенных  
...очевидно, не  
...ора полушарий  
...ивных рефлек...  
...удаление ее не  
...естных вегета...  
...ушение опреде...  
...обратимым вы...  
...к реакций. Кора  
...ку над основны...

...вления (электрома...  
...ерезки продолговз...  
...ерезки (на уровне  
...II).  
...льного пункта коры пз...  
...тидного синуса.





ми и главнейшими вегетативными регуляторными центрами, расположенными в подкорковых образованиях, и влияет на них, очевидно, тоническим или трофическим характером, путем иррадиации нервных процессов и индукционных воздействий. При отсутствии этих влияний, когда, например, у животного удаляется кора полушарий, естественно, не исключены некоторые сдвиги в рефлекторной деятельности внутренних органов. Этим, по-видимому, и следует объяснять изменения протекания безусловных вегетативных рефлексов, которые наблюдали Э. А. Асратян (1959), О. Загер (1960) у декоративированных собак. Нужно заметить, что такую же трактовку наблюдаемых явлений давал и Э. А. Асратян (1938), считавший, что корковая регуляция лежащих ниже вегетативных аппаратов происходит не рефлекторным, а общетрофическим путем. Правда, в последующем Э. А. Асратян (1959) выдвинул положение, что безусловные вегетативные рефлексы могут замыкаться не только на подкорковом, но и корковом уровне.

Влияния функционального состояния коры полушарий на подкорковые вегетативные центры при определенных условиях могут быть значительными. Так, например, в лаборатории М. В. Сергиевского (Г. А. Вакслейгер, 1958, и др.) было показано, что при различных вызванных изменениях функционального состояния коры полушарий происходит заметное изменение рефлекторной возбудимости дыхательного центра. Однако, критикуя представление о наличии в коре больших полушарий так называемых высших дыхательных центров, М. В. Сергиевский (1950) пишет: «Каждое из этих мест при определенных условиях может оказывать то или иное временное влияние на деятельность дыхательного центра, но и без этого влияния дыхание координировано и обеспечивает организм необходимым для него газообменом. Оно нормально». К аналогичному выводу, по-видимому, следует прийти не только в отношении влияния коры на дыхание, но и на сердечно-сосудистую и другие вегетативные функции. П. К. Анохин (1958) считает, что «постоянная регуляция вегетативных функций на постоянном уровне хорошо осуществляется и на уровне подкорковых образований, кора же только приспособливает эти хорошо отрегулированные функции к

появление...  
на что...  
К. М. Быков и Н. Г. Анохин  
деятельности...  
Условные рефлексы  
после частичной  
большей

Многочисленные работы  
показали возможность  
рефлексов на деятельность  
системы, дыхательного центра  
и т. д. Они были описаны  
его монографии «Кора  
органы» (1942).

Опираясь на существование  
у животных единственных  
рефлексов является  
«наличие коры является  
влияния типичных условий  
задал, что отсюда след  
ваем образование условн  
функцию организма, то  
функцию бесспорно мож  
ние в коре головного  
дилось представление,  
рефлекс на ту или иную  
нов, значит это может с  
того, что в данной ре  
больших полушарий. О  
рактар а ргіогі, поск  
либо факты, показываю  
ших полушарий условн  
ганы образований усл  
Следует подчеркнуть  
заклучения, исходил

К. М. Быков, Н. Г. Анохин  
стр. 27.



запросам целого организма в его приспособительном поведении». Критика данного положения и утверждение, что «подкорковые аппараты и работают так хорошо, что непрерывно регулируются корой полушарий» (К. М. Быков и И. Т. Курцин, 1960), по-видимому, обусловлена недооценкой подкорковых механизмов в регуляции деятельности внутренних органов.

### Условные рефлексы внутренних органов после частичных удалений коры больших полушарий

Многочисленные работы К. М. Быкова и его сотрудников показали возможность образования условных рефлексов на деятельность почек, сердечно-сосудистой системы, дыхательного аппарата, органов пищеварения и т. д. Они были обобщены акад. К. М. Быковым в его монографии «Кора головного мозга и внутренние органы» (1942).

Опираясь на существующее положение, что у «высших животных единственным местом образования условных рефлексов является кора головного мозга», что «наличие коры является неременным условием образования типичных условных рефлексов», К. М. Быков полагал, что отсюда следует, «что если мы обнаруживаем образование условного рефлекса на ту или иную функцию организма, то это значит, что на данную функцию бесспорно могут влиять импульсы, возникающие в коре головного мозга»<sup>1</sup>. Таким образом, утвердилось представление, что если образуется условный рефлекс на ту или иную деятельность внутренних органов, значит это может служить верным доказательством того, что в данной реакции принимает участие кора больших полушарий. Однако эти заключения носят характер аргументи, поскольку они не опираются на какие-либо факты, показывающие, что в отсутствии коры больших полушарий условные рефлексы на внутренние органы образовываться не могут.

Следует подчеркнуть, что К. М. Быков, делая эти заключения, исходил из материалов и воззрений того

<sup>1</sup> К. М. Быков. Избранные произведения. М., 1954, т. 2, стр. 27.



времени. Он писал, «что в настоящее время во всяком случае правильно считать, что наличие коры является непременным условием образования условных рефлексов»<sup>1</sup>, полагая в то же время, что «не исключена возможность, что известная способность к образованию новых рефлекторных дуг свойственна и нижележащим отделам центральной нервной системы»<sup>1</sup>.

Продолжая исследования Фултона (J. Fulton, 1937) о влиянии премоторной области коры на вегетативные процессы в лаборатории, руководимой К. М. Быковым, были предприняты первые эксперименты по поводу изучения влияний удаления этих областей коры на условные рефлексы внутренних органов. К. А. Дрягин (1941) и А. Л. Комендантова (1939) изучали влияние удаления премоторных зон у собак на условнорефлекторный диурез, В. Г. Прокопенко (1941) — на условнорефлекторную желчеотделительную функцию, И. А. Булыгин (1941) — на условнорефлекторную двигательную функцию желудка, С. Д. Слоним и Р. П. Ольянская (1941) — на условнорефлекторные изменения уровня обмена.

Результаты этих исследований показали, что после удаления премоторной области некоторые изменения в изучаемых функциях происходят, однако они непостоянны, незначительны и в ряде случаев совсем отсутствуют.

По этому поводу К. М. Быков писал следующее: «Удаление премоторной зоны ни в одном случае не привело к исчезновению тех влияний с коры мозга на функции внутренних органов, которые служат предметом нашего исследования», «все кортикальные реакции (т. е. условные рефлексы — Н. Б.) сохраняются при удалении премоторной зоны с обеих сторон. Этот вывод является с моей точки зрения основным, так как он дает право утверждать, что премоторная зона у собак не имеет к «вегетативным» реакциям такого тесного отношения, какое, скажем, затылочная область имеет к функции зрения». Далее, касаясь полученных фактов, К. М. Быков пишет: «Прежде всего мы не знаем, являются ли изменения, найденные Булыгиным, Комен-

<sup>1</sup> К. М. Быков. Избранные произведения. М., 1954, т. 2, стр. 27.

дантовой. Слоним  
именно для удале  
обусловлены пат  
мозга независимо  
ответа на этот воз  
могу еще сказать  
ются всегда точн

Последующие  
дельных областей  
торную функцию  
либо принципиал  
опытами, по повод  
К. М. Быкова. Г  
Е. М. Матросова  
ной зоны, через  
цию условнорефл  
нов. Удалось, к  
тину в протека  
и после экстирп  
ля 1, 7).

Таким образо  
коры значительно  
ных условных ре  
не получено ник  
существенную р  
гих областей ко  
кие же структур  
в замыкании у  
ганы.

Если у декор  
вываться прост  
для изучения по  
исследовать воз  
вегетативных ус  
направлении э  
больших полу  
вым субстратом  
ных рефлекс

<sup>1</sup> К. М. Быков.  
стр. 348—357.



дантовой, Слонимом и Ольнянской, специфическими именно для удаления премоторной зоны, или же они обусловлены поломкой тонкой структуры головного мозга независимо от места повреждения. Опытов для ответа на этот вопрос у нас еще нет. Во-вторых, я не могу еще сказать, что вышеперечисленные факты являются всегда точно воспроизводимыми»<sup>1</sup>.

Последующие исследования влияний экстирпаций отдельных областей коры полушарий на условнорефлекторную функцию внутренних органов не внесли чего-либо принципиально нового по сравнению с теми опытами, по поводу которых мы провели высказывание К. М. Быкова. Г. Адам (1955), К. Б. Личкус (1958), Е. М. Матросова (1958) и др. после удаления премоторной зоны, через некоторое время отмечали нормализацию условнорефлекторной реакции внутренних органов. Удалось, кроме того, наблюдать сходную картину в протекании изучаемых условных рефлексов и после экстирпации других корковых полей (поля 1, 7).

Таким образом, если удаление премоторной зоны коры значительно не влияет на протекание вегетативных условных рефлексов, если до настоящего времени не получено никаких данных, указывающих на более существенную роль в проявлении этих явлений других областей коры полушарий, возникает вопрос, какие же структуры мозга непосредственно участвуют в замыкании условных рефлексов на внутренние органы.

Если у декортицированных животных могут образовываться простые соматические условные рефлексы, то для изучения поставленного вопроса кажется важным исследовать возможность выработки у таких животных вегетативных условных рефлексов. Проведенные в этом направлении эксперименты показали нам, что кора больших полушарий не является единственным мозговым субстратом, ответственным за осуществление условных рефлексов внутренних органов и что в пред-

---

<sup>1</sup> К. М. Быков. Избранные произведения. М., 1954, т. 2, стр. 348—357.



ставления о так называемых кортико-висцеральных взаимоотношениях требуется внесение определенных коррективов.

**Условные рефлексы на внутренние органы  
у животных, лишенных коры больших полушарий  
(неокортекса)**

Частичные удаления коры полушарий дают возможность выяснять значение экстирпированных областей в осуществлении тех или иных условных рефлексов, но они не вскрывают роли лежащих ниже отделов мозга в их проявлении, поскольку в этих случаях всегда остается повод предполагать, что сохраненные функции связаны с деятельностью неудаленных частей коры полушарий.

В 1956 г. Н. Беленков, Г. Поторейко и Р. Старцева сделали первую попытку образовать условные рефлексы на внутренние органы у кошек, лишенных неокортекса. Используя звук ударов метронома, звонка или света от электрической лампы в качестве условных раздражителей и воздействие паров аммиака, вдыхание которых вызывает задержку или кратковременную остановку дыхания, в качестве безусловного раздражения, авторам удалось выработать у таких животных дыхательные условные рефлексы. У одного из экспериментальных животных условный рефлекс на метроном образовался спустя 71 сочетание. Реакция выражалась в том, что при действии только условного сигнала происходила задержка дыхания. Кроме дыхательной реакции, аммиак всегда вызывал у животных общедвигательную реакцию — отстранение от действующего раздражителя. Через некоторое время (спустя 125 сочетаний) эта реакция начала проявляться условнорефлекторно, присоединившись к условной дыхательной реакции. У другой бескорковой кошки условный дыхательный рефлекс вырабатывался на световой раздражитель. Он установился после 100 сочетаний, а начиная с 144-го сочетания, к дыхательной реакции присоединилась и условная общедвигательная реакция. Выработанные условные рефлексы были постоянны и отмечались не менее чем в 90% от общего количества примененных в опыте условных раздражений. Эти рефлексы угашались с последующим восстановле-



нием. У животных были образованы дифференцировки на частоты  $M_{60}$  и  $M_{120}$ .

Несколько позднее сотрудник руководимой нами лаборатории В. А. Сосенков (1959, 1961) предпринял более широкое исследование по изучению у декортицированных кошек не только дыхательных, но и сердечных условных рефлексов. Для образования этих рефлексов в качестве безусловного раздражителя в одних случаях использовался аммиак, вызывающий наряду с изменением дыхания рефлекторное замедление сердечной деятельности, в других — пища, прием которой, как известно, ведет к учащению дыхания и сердцебиений у животных. Условными сигналами в описываемых опытах служили тоны, получаемые с помощью звукового генератора. Для регистрации наблюдаемых функций использовались электрокардиография и пневмография. Общедвигательные реакции животных хорошо отмечались как на пневмограмме, так и на электрокардиограмме. Ориентировочная реакция на действие тона до начала выработки условных рефлексов угасала. За условнорефлекторную реакцию сердца принималось только такое изменение частоты его работы, когда условный сигнал вызывал изменение темпа его сокращений не менее чем на 10—15 ударов в минуту.

Сердечный, дыхательный и общедвигательный компоненты оборонительного условного рефлекса, выработанного на аммиак.

В этих опытах изолированное действие условного сигнала (тон 1000 гц) продолжалось 5 секунд, затем с помощью специального устройства через резиновую трубку, открывавшуюся в области носа животного, вытеснялся воздух, насыщенный парами аммиака. Интервал между сочетаниями составлял 4—6 минут, в течение опыта давалось 5—6 сочетаний.

Кошка № 21. Кора больших полушарий удалена в два приема. Взята на опыты через месяц после декортикации. Действие аммиака вызывает замедление сердцебиений на 40—50 сокращений в минуту. Условнорефлекторная брадикардия ( $-18$ )<sup>1</sup> впервые была отмечена на

<sup>1</sup> Цифры со знаком минус или плюс означают величину, на которую уменьшилась или увеличилась частота сердцебиений в минуту.



20-м сочетании. После 60 сочетаний условный рефлекс укрепился и наблюдался регулярно. Величина условно-рефлекторного замедления сердечной деятельности колебалась в пределах 20—40 ударов в минуту. Одновременно с сердечной появилась и дыхательная условная реакция, выражавшаяся в задержке и замедлении дыхательных движений. После 27 сочетаний к этим вегетативным рефлексам присоединилась и условная общедвигательная реакция. При действии условного раздражителя кошка вздрагивала, отдергивалась назад, втягивала голову, закрывала глаза (рис. 35). После трехмесячного перерыва в работе животное при первом же применении условного сигнала ответило замедлением сердцебиений, задержкой дыхания и общедвигательной оборонительной реакцией.

Кошка № 26. Кора больших полушарий удалена в два приема. Взята на опыты через 5 недель после декорткации. Условнорефлекторная брадикардия (—16) была впервые отмечена после 23 сочетаний. Упрочение рефлекса наступило после 80 сочетаний, частота сердцебиений при этом сокращалась на 40—60 в минуту по сравнению с исходным уровнем. После двухмесячного перерыва в работе при первом же испытании условного сигнала произошло замедление сердечной деятельности на 35 сокращений в минуту, амплитуда дыхательных движений снизилась.

Кошка № 22. Опыты начаты через год после декорткации. Первые признаки условнорефлекторного замедления сердечной деятельности (—18) отмечены на 4-м сочетании, задержка дыхания на 6-м сочетании и общедвигательная реакция — на 15-м сочетании.

Кошка № 45 (нормальная). Условнорефлекторная брадикардия (—19) впервые отмечена после 9 сочетаний. Условнорефлекторное апноэ — также после 9 сочетаний. Условнорефлекторная общедвигательная реакция, при которой животное отдернулось назад, отмечена после 13 сочетаний. К 20-му сочетанию все эти реакции в достаточной степени упрочились.

Сердечные, дыхательные и общедвигательные компоненты пищевого условного рефлекса. Животные этой группы поступали на опыт в голодном состоянии. Изолированное действие условно-

Рис. 35. Условный рефлекс у декортицированной кошки № 21, на звук 1000 гц, подкрепляемый аммиаком. А — условнорефлекторное замедление сердечной деятельности (по пикетной трассе фаллокардиограммы). Частота — 171 удар в минуту. Б — условнорефлекторная реакция на условный раздражитель при действии сигнала. В — условнорефлекторная реакция на условный сигнал. Д — условнорефлекторная реакция на условный сигнал. 6 и 8 — во



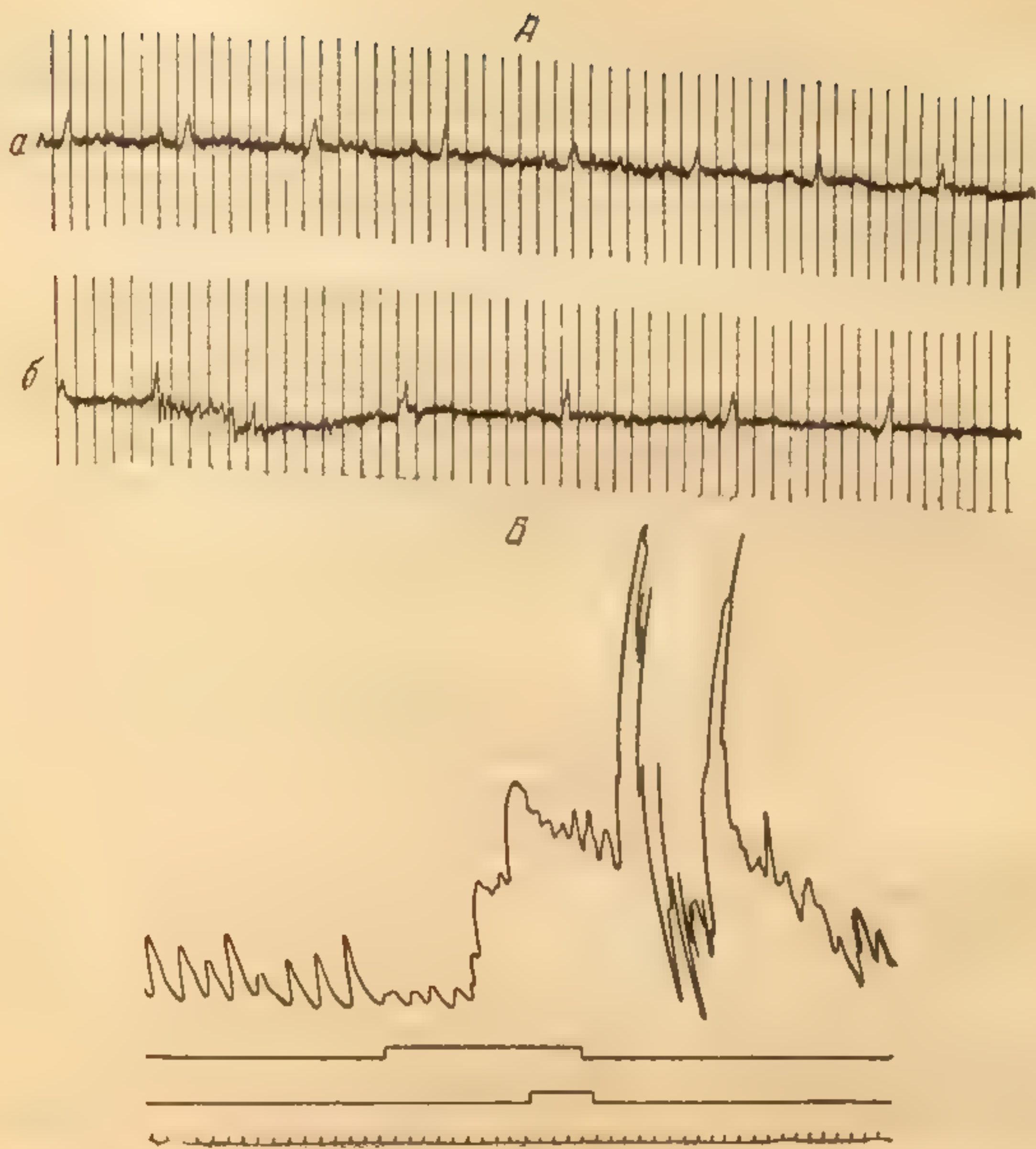


Рис. 35. Условный рефлекс, выработанный у декортицированной кошки № 21, на звук частотой 1000 гц, подкрепляемый парами аммиака.

А—условнорефлекторное замедление сердечной деятельности (по показаниям электроэнцефалокардиограммы). а—исходная частота—171 удар в минуту; б—во время действия условного раздражителя—130 ударов в минуту. Б—условнорефлекторное снижение дыхания при действии условного сигнала. Значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный сигнал, подача аммиака, отметка времени (1 секунда). В)—условнорефлекторная двигательная реакция: а — до действия условного сигнала, б и в—во время действия условного сигнала.



го раздражителя (тон 1000 гц) продолжалось 20 секунд. Следующие 5 секунд его звучания сопровождалось кормлением животных кусочками мяса. Интервал между сочетаниями равнялся 4—6 минутам. В течение опыта применялось 5—6 сочетаний.

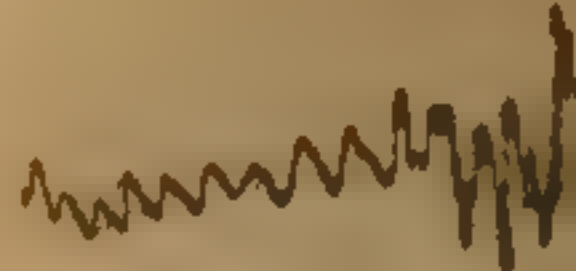
Кошка № 16. Декортикация произведена в два приема. На опыты взята через 6 месяцев. Еда вызывала учащение сердцебиений на 40—60 в минуту, при этом происходило снижение вольтажа зубца R, а также учащение дыхательных движений. Условнорефлекторная тахикардия (+23) впервые была зарегистрирована после 13 сочетаний. После 70 сочетаний рефлекс упрочился и стал проявляться еще ярче (+25—+35). Условнорефлекторные изменения сердечной деятельности проявлялись и в конфигурации электрокардиограмм, и особенно в изменении величины зубца R, который при действии условного сигнала заметно уменьшался. Условнорефлекторное изменение учащения дыхания появилось через 16 сочетаний, а условнорефлекторная общедвигательная пищевая реакция — через 24 сочетания. При действии условного сигнала кошка настораживала уши, раскрывала широко глаза, зрачки расширялись, животное поворачивало голову, прижималось, облизывалось.

После перерыва в работе на 3½ месяца все эти выработанные реакции не исчезли и при первых же испытаниях условного сигнала были выражены в весьма отчетливой форме.

Кошка № 37. Опыты начались через месяц после декорткации. Условнорефлекторная тахикардия (+26) и уменьшение зубца в электрокардиограмме были отмечены уже на 6-м сочетании. Условнорефлекторное тахипноэ — на 8-м сочетании. На рис. 36 показаны типичные условнорефлекторные реакции сердца и дыхательного аппарата у этой декортицированной кошки. Двигательный условный компонент пищевой реакции стал проявляться спустя 15 сочетаний. После месячного перерыва первое же применение условного раздражителя вызывало учащение сердечных сокращений на 33 в минуту, ускорение дыхания на 27 циклов в минуту, а также сильную общедвигательную реакцию.

Кошка № 46 (нормальная). Первым на 4-м сочетании проявилось условнорефлекторное ускорение ды-

из действия условного раздражителя можно было видеть



б

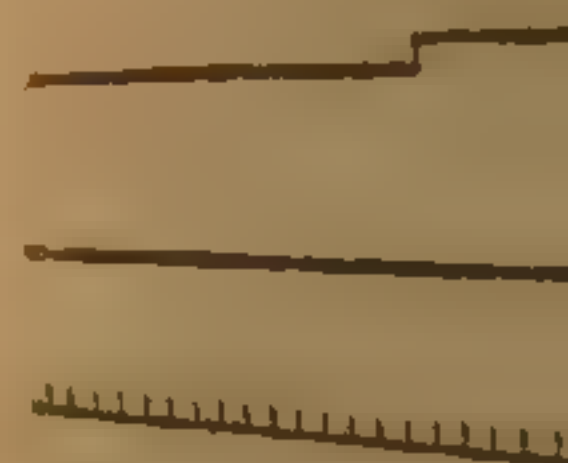


Рис. 36. Условный рефлекс у кошки № 37, на

а — условнорефлекторное учащение сердцебиения (электрокардиограмма), а — и б — при действии звука 1000 гц. б — учащение дыхания. Р — двигательную реакцию животного, условный раздражитель.

на R. Общедвигательная реакция регистрирована на 10-м сочетании. Все условные реакции были регулярны. Кроме этих условнорефлекторных реакций декортицированных к



хания (на 18 циклов в минуту). При 7-м сочетании на действие условного раздражителя обнаружилось ускорение сердцебиений (+15), а с 20-го сочетания отчетливо можно было видеть и понижение вольтажа зуб-

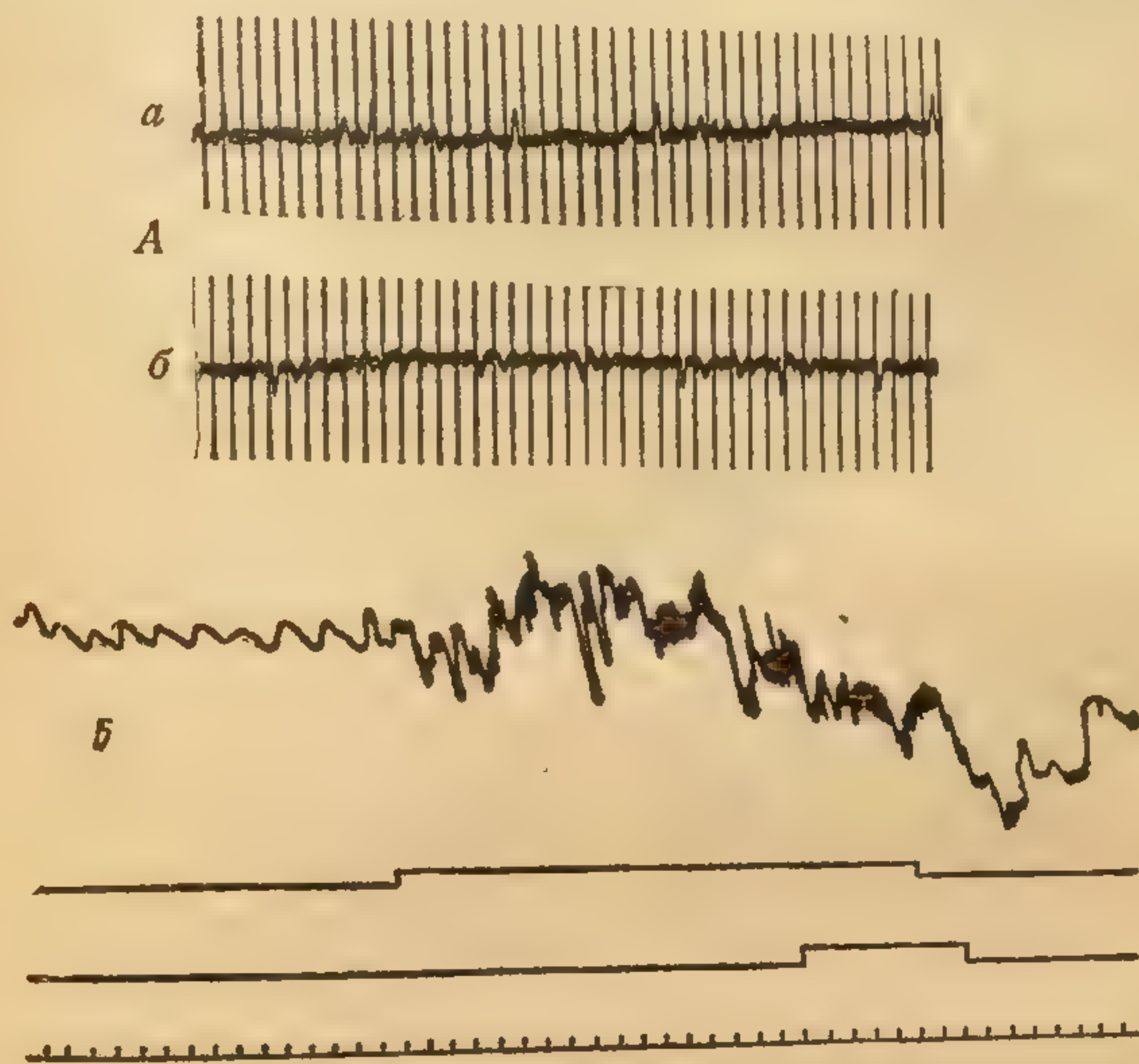


Рис. 36. Условный рефлекс, выработанный у декортицированной кошки № 37, на звук частотой 1000 гц, подкрепляемый пищей.

А—условнорефлекторное учащение сердечной деятельности (по показаниям электрокардиограммы). а—исходная частота—156 ударов в минуту; б—при действии звука 1000 гц—218 ударов в минуту. Б—условнорефлекторное учащение дыхания. Резкие смещения пневмограммы отражают двигательную реакцию животного. Значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель, отметка времени (1 секунда).

ца Р. Общедвигательная условная реакция впервые зарегистрирована на 10-м сочетании. К 20-му сочетанию все условные реакции достаточно укрепились и проявлялись регулярно.

Кроме этих условнорефлекторных реакций, у всех декортицированных кошек в определенной стадии рабо-



ты отчетливо проявлялся условный рефлекс на обстановку. Он характеризовался тем, что вскоре после начала образования условных рефлексов, при помещении

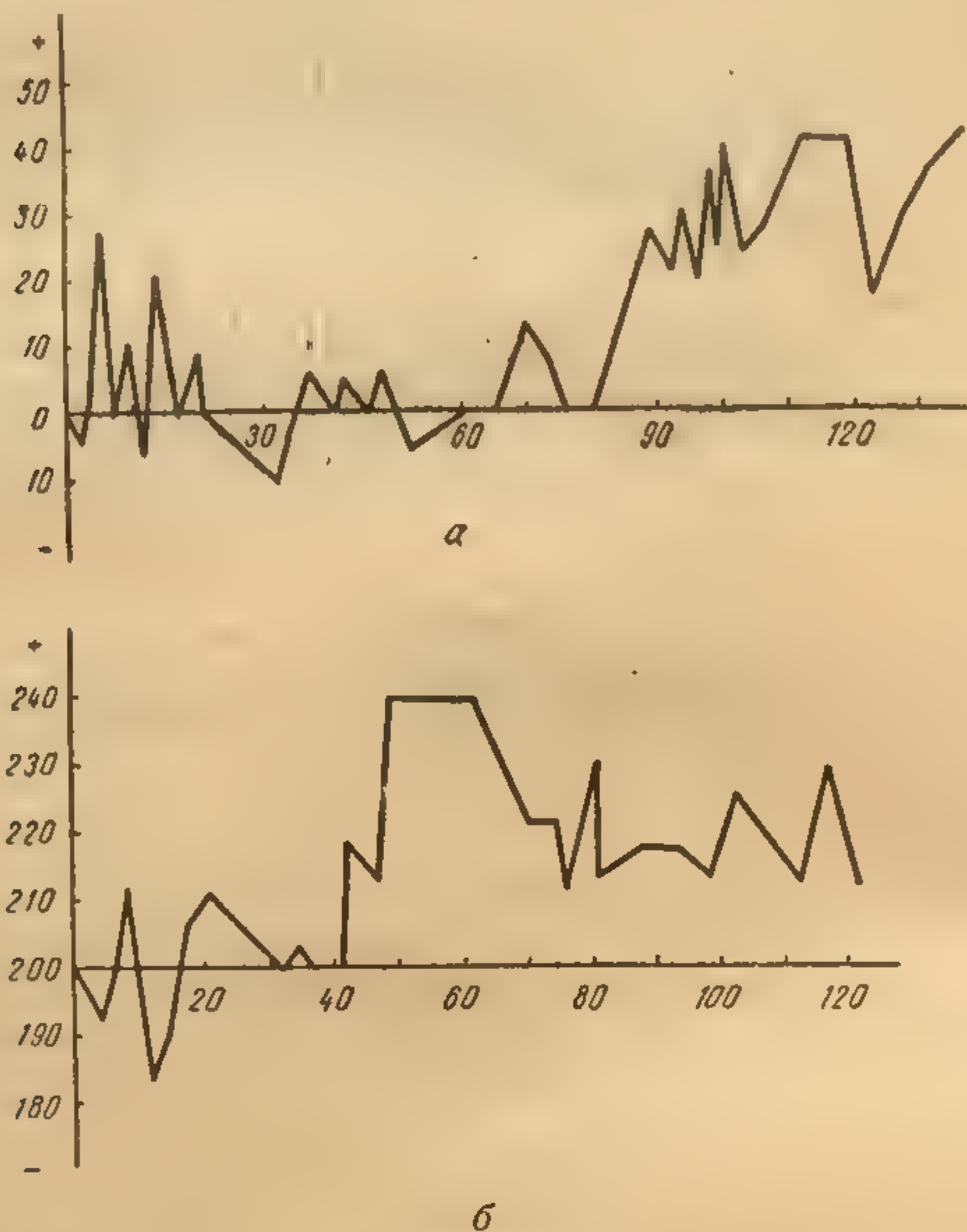


Рис. 37.

*а* — ход процесса выработки условнорефлекторного учащения сердечной деятельности на звук 1000 гц, подкрепляемый пищей. На оси абсцисс—порядковые номера сочетаний, на оси ординат — разность частот сердцебиений при действии условного сигнала и исходной (декортицированная кошка № 37). *б*—график изменения исходной частоты сердечных сокращений в процессе выработки этого условного рефлекса (влияние экспериментальной обстановки). На оси абсцисс—порядковые номера сочетаний, на оси ординат—исходные частоты сердцебиений.

животных в экспериментальную камеру исходный уровень сердечной деятельности (т. е. перед началом применения очередных сочетаний раздражителей) сдвигался в определенную сторону: если у кошки вырабаты-

лись обр...  
исходный уровень сердечной деятельности...  
сердца в первых с...  
тах данной серии. Это...  
обстоятельство в зна...  
чительно мере затруд...  
няло обнаруживать в...  
отчетливой форме сер...  
дечные реакции на не...  
посредственное дейст...  
вие условных сигнала...  
лов, поскольку перед...  
применением их часто...  
та сердечных сокраще...  
ний соответственно уже...  
была сдвинута в силу...  
проявления обстано...  
вочного рефлекса.  
Данное явление, по-ви...  
дному, следует рас...  
считывать как резуль...  
т резко выраженных...  
процессов генерализа...  
ции раздражающих ф...  
акторов внешней об...  
становки. Только че...  
рез 1,2—2 месяца этот...  
обстановочный рефлекс с...  
ны сердца на условный р...  
лее отчетливо (рис. 37).  
У нормальных кошек п...  
блюдались, но проявлялась...  
лени и обстановочный реф...  
Этот факт еще раз свидет...  
нем коры у животных...  
способность их к специализир...  
Морфогистологическое...  
дрованных кошек, наход...  
зало, что неокортекс у...  
объемом (объем экстир...  
указан на рис. 38). В ост...



лись оборонительные рефлексy на аммиак, то этот исходный уровень сердечной деятельности становился более медленным, если же вырабатывались пищевые рефлексy — он учащался, по сравнению с темпом работы сердца в первых опытах данной серии. Это обстоятельство в значительной мере затрудняло обнаруживать в отчетливой форме сердечные реакции на непосредственное действие условных сигналов, поскольку перед применением их частота сердечных сокращений соответственно уже была сдвинута в силу проявления обстановочного рефлекса.

Данное явление, по-видимому, следует рассматривать как результат резко выраженных процессов генерализации раздражающих факторов внешней обстановки. Только через 1½—2 месяца этот обстановочный рефлекс снижался и реакция со стороны сердца на условный раздражитель отмечалась более отчетливо (рис. 37).

У нормальных кошек подобная картина также наблюдалась, но проявлялась она в гораздо меньшей степени и обстановочный рефлекс у них быстро исчезал. Этот факт еще раз свидетельствует о том, что с удалением коры у животных значительно нарушается способность их к специализированной деятельности.

Морфогистологическое исследование мозга декортицированных кошек, находившихся в этих опытах, показало, что неокортекс у всех у них был удален почти полностью (объем экстирпации у двух таких кошек показан на рис. 38). В оставшихся неудаленными неболь-

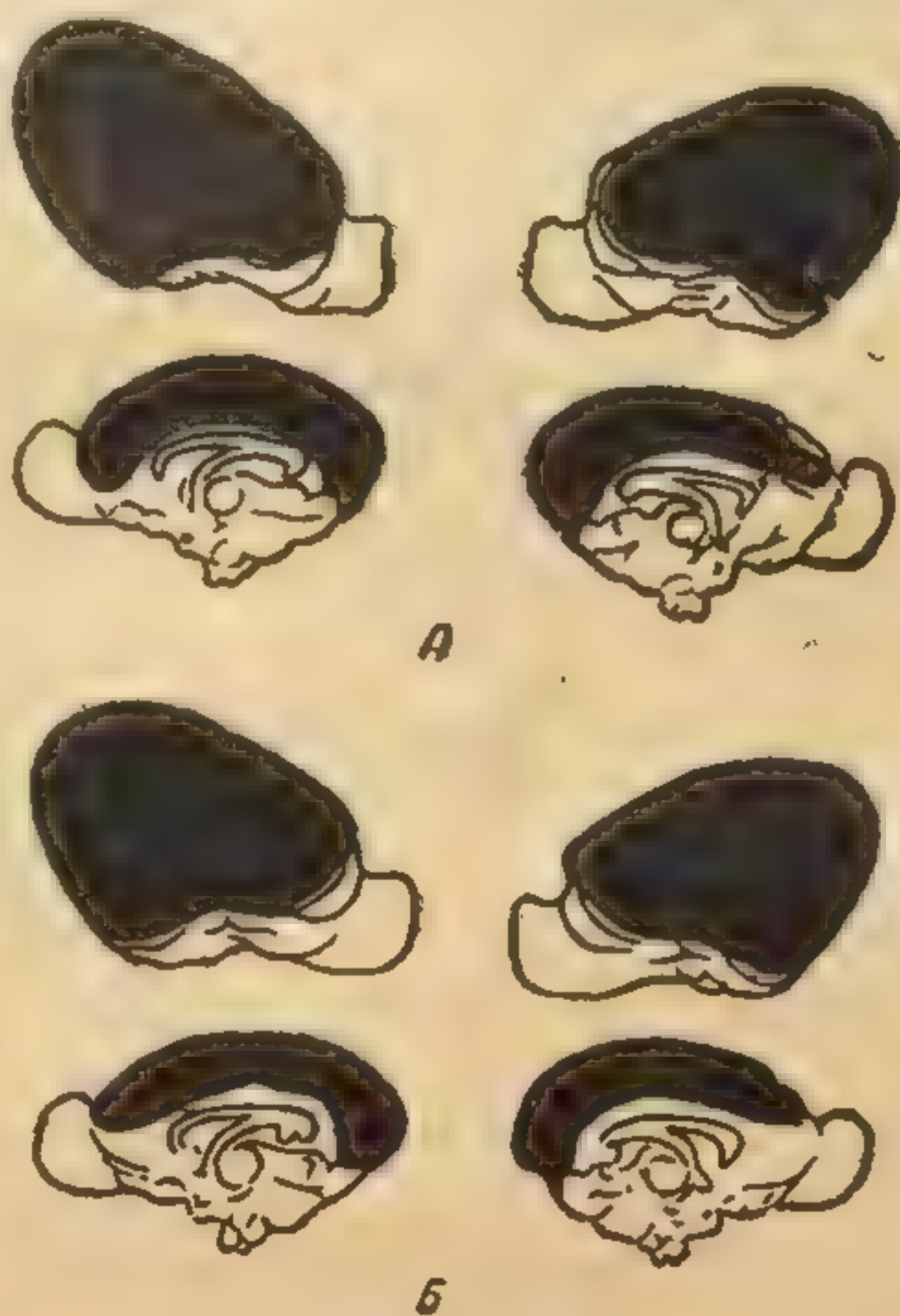


Рис. 38. Границы экстирпации коры полушарий у кошки № 18 (А) и кошки № 22 (Б). Черным обозначена экстирпированная кора.



ших участках прореальной, генуальной, а также орбитальной (в пограничных участках с ринальной бороздой) извилин, как выявил цитологический контроль, клеточные элементы, особенно в области раневой зоны, нормально функционировать не могли ввиду наличия в них явных дегенеративных явлений.

Таким образом, у всех 5 декортицированных кошек В. А. Сосенкову удалось выработать условнорефлекторные изменения в сердечной, а также дыхательной деятельности. У трех из них были образованы условнорефлекторная брадикардия и снижение дыхательной активности, у двух других — условнорефлекторная тахикардия и усиление дыхания. Во всех случаях вырабатывалась и соответствующая соматическая двигательная условная реакция. Последняя при образовании условных рефлексов появлялась всегда позже, чем вегетативные реакции, что совпадает с аналогичными фактами, отмеченными многочисленными авторами, работавшими с нормальными животными [С. С. Балакин, 1935; В. М. Касьянов, 1950; Ц. М. Дедабришвили, 1956; Дикман и Гент (R. Dykman a. W. Gantt, 1956) и др.].

То, что наблюдаемые явления носили характер настоящих условных рефлексов подкрепляется возможностью угашения этих выработанных реакций с последующим самопроизвольным восстановлением. Угашение достигалось в течение одного опыта при даче условного раздражителя без подкрепления через каждые 3—4 минуты. Полученные результаты в опытах с угашением сведены в таблицу 5.

Из табл. 5 видно, что угасательное торможение у декортицированных кошек развивается медленнее, чем у контрольных, но последовательность угасания компонентов условной реакции остается у них такой же, как и у нормальных животных: сначала угасают соматические, а потом уже и вегетативные компоненты.

Таким образом, опыты на декортицированных животных, в противоположность мнению ряда исследователей о том, что вегетативные компоненты условных реакций интегрируются со всеми прочими ее компонентами на уровне коры полушарий, показывают, что эта интеграция может происходить и в отсутствие неокортекса, и что в подкорковых образованиях для осу-

Скорость развития угасания  
и двигательного компонента  
у декортицированных и нормальных  
животных применений непостоянна

Кошка №

Оборонительные

|                      |    |
|----------------------|----|
| 6 декортицированная  | 10 |
| 22 декортицированная | 11 |
| Та же                | 12 |
| 45 нормальная        | 13 |
| Та же                | 14 |

Пищевые

|                      |    |
|----------------------|----|
| 13 декортицированная | 20 |
| 37 декортицированная | 21 |
| Та же                | 16 |
| 45 нормальная        | 8  |

существования ее имеются

Интересные в этом отношении  
проведены Ф. П. Ведяевым  
определенных соотношений  
реакций в условных  
реакциях некоторых подкорковых  
структур (thalamus opticus) у кроликов  
зависимость между  
тепловой реакцией и интен-  
сивностью реакции.

Скорость образования  
условных рефлексов у декортицированных  
животных от скорости образования  
условных рефлексов у нормальных животных. Так  
Е. А. Корневой (1958), у  
сердечной деятельности



Таблица 5

Скорость развития угашения сердечного, дыхательного и двигательного компонентов условных рефлексов у декортицированных и нормальных животных (цифры обозначают число применений неподкрепленного условного сигнала)

| Кошка № | Сердечный компонент |                 | Дыхательный компонент |                 | Двигательный компонент |                 |
|---------|---------------------|-----------------|-----------------------|-----------------|------------------------|-----------------|
|         | признаки угашения   | полное угашение | признаки угашения     | полное угашение | признаки угашения      | полное угашение |

#### Оборонительные (аммиачные) рефлексy

|                      |    |    |    |    |    |    |
|----------------------|----|----|----|----|----|----|
| 6 декортицированная  | 16 | 46 | 30 | 69 | 14 | 20 |
| 22 декортицированная | 14 | 38 | 9  | 32 | 8  | 8  |
| Та же                | 12 | 54 | —  | —  | —  | —  |
| 45 нормальная        | 5  | 12 | 6  | 11 | —  | —  |
| Та же                | 5  | 10 | —  | —  | 6  | 9  |

#### Пищевые рефлексy

|                      |    |    |    |    |   |    |
|----------------------|----|----|----|----|---|----|
| 16 декортицированная | 20 | 27 | 14 | 23 | 5 | 5  |
| 37 декортицированная | 21 | 44 | 23 | 23 | 6 | 17 |
| Та же                | 16 | 32 | —  | —  | 9 | 9  |
| 46 нормальная        | 8  | 8  | 8  | 8  | 7 | 7  |

ществления ее имеются соответствующие механизмы.

Интересные в этом отношении эксперименты были проведены Ф. П. Ведяевым (1959), установившим наличие определенных соотношений дыхательных и соматических реакций в условиях электрического раздражения некоторых подкорковых образований (*n. caudatus*, *thalami optici*) у кроликов. При этом он показал прямую зависимость между характером угашения дыхательной реакции и интенсивностью общедвигательной реакции.

Скорость образования вегетативных условных реакций у декортицированных кошек заметно не отличается от скорости образования таких же рефлексов у нормальных животных. Так, по данным Гента (1940) и Е. А. Корневой (1958), условнорефлекторные изменения сердечной деятельности при аммиачных и пищевых реф-



лексах у нормальных животных начинают проявляться в течение первых 10 сочетаний, т. е. с такой же приближительной скоростью, как и в опытах В. А. Сосенкова с декортицированными животными. То же самое можно сказать в отношении дыхательных условных рефлексов, поскольку, согласно данным С. С. Балакина (1935), М. Ф. Васильева (1945), Л. А. Топорковой (1957) и др. у нормальных животных они образуются приблизительно после такого же количества сочетаний (около 10), как и у декортицированных кошек.

При сравнении же скорости образования соматических двигательных рефлексов оказывается, что у декортицированных животных они образуются значительно позже, чем у нормальных, на что мы уже обращали внимание в предыдущих главах. Это показывает, что вегетативные компоненты условных рефлексов в меньшей степени зависят от корковой деятельности, чем соматические. По-видимому, следует считать, что объединение отдельных компонентов целостной условной реакции происходит не на каком-либо одном уровне мозга, а является результатом корково-подкорковых взаимоотношений. В этом направлении существенные данные были получены А. А. Волоховым, Г. М. Никитиной и Е. Г. Новиковой (1959), изучавшими сроки появления условных вегетативных и двигательных реакций у животных в различные периоды постнатального развития. Они обнаружили, что в начальном периоде после рождения животных, когда они еще не имеют достаточно зрелой коры полушарий, появление условных вегетативных сдвигов значительно предшествует появлению двигательных реакций, чего не отмечается у животных в более старшем возрасте.

Аналогичные факты были получены Р. И. Поликаниной (1961) на недоношенных детях, у которых диссоциация в проявлении вегетативных и соматических компонентов оказалась значительно большей, чем у нормально родившихся детей и детей более позднего возраста. Таким образом, мы встречаемся с интересным, но не неожиданным совпадением картины проявления различных компонентов условных рефлексов у животных и человека в раннем постнатальном периоде, не имеющих еще развитой коры, и взрослых животных с удаленной корой полушарий.

... 1. В. А. Сосенков  
... 2. В. А. Сосенков  
... 3. В. А. Сосенков  
... 4. В. А. Сосенков  
... 5. В. А. Сосенков  
... 6. В. А. Сосенков  
... 7. В. А. Сосенков  
... 8. В. А. Сосенков  
... 9. В. А. Сосенков  
... 10. В. А. Сосенков  
... 11. В. А. Сосенков  
... 12. В. А. Сосенков  
... 13. В. А. Сосенков  
... 14. В. А. Сосенков  
... 15. В. А. Сосенков  
... 16. В. А. Сосенков  
... 17. В. А. Сосенков  
... 18. В. А. Сосенков  
... 19. В. А. Сосенков  
... 20. В. А. Сосенков  
... 21. В. А. Сосенков  
... 22. В. А. Сосенков  
... 23. В. А. Сосенков  
... 24. В. А. Сосенков  
... 25. В. А. Сосенков  
... 26. В. А. Сосенков  
... 27. В. А. Сосенков  
... 28. В. А. Сосенков  
... 29. В. А. Сосенков  
... 30. В. А. Сосенков  
... 31. В. А. Сосенков  
... 32. В. А. Сосенков  
... 33. В. А. Сосенков  
... 34. В. А. Сосенков  
... 35. В. А. Сосенков  
... 36. В. А. Сосенков  
... 37. В. А. Сосенков  
... 38. В. А. Сосенков  
... 39. В. А. Сосенков  
... 40. В. А. Сосенков  
... 41. В. А. Сосенков  
... 42. В. А. Сосенков  
... 43. В. А. Сосенков  
... 44. В. А. Сосенков  
... 45. В. А. Сосенков  
... 46. В. А. Сосенков  
... 47. В. А. Сосенков  
... 48. В. А. Сосенков  
... 49. В. А. Сосенков  
... 50. В. А. Сосенков  
... 51. В. А. Сосенков  
... 52. В. А. Сосенков  
... 53. В. А. Сосенков  
... 54. В. А. Сосенков  
... 55. В. А. Сосенков  
... 56. В. А. Сосенков  
... 57. В. А. Сосенков  
... 58. В. А. Сосенков  
... 59. В. А. Сосенков  
... 60. В. А. Сосенков  
... 61. В. А. Сосенков  
... 62. В. А. Сосенков  
... 63. В. А. Сосенков  
... 64. В. А. Сосенков  
... 65. В. А. Сосенков  
... 66. В. А. Сосенков  
... 67. В. А. Сосенков  
... 68. В. А. Сосенков  
... 69. В. А. Сосенков  
... 70. В. А. Сосенков  
... 71. В. А. Сосенков  
... 72. В. А. Сосенков  
... 73. В. А. Сосенков  
... 74. В. А. Сосенков  
... 75. В. А. Сосенков  
... 76. В. А. Сосенков  
... 77. В. А. Сосенков  
... 78. В. А. Сосенков  
... 79. В. А. Сосенков  
... 80. В. А. Сосенков  
... 81. В. А. Сосенков  
... 82. В. А. Сосенков  
... 83. В. А. Сосенков  
... 84. В. А. Сосенков  
... 85. В. А. Сосенков  
... 86. В. А. Сосенков  
... 87. В. А. Сосенков  
... 88. В. А. Сосенков  
... 89. В. А. Сосенков  
... 90. В. А. Сосенков  
... 91. В. А. Сосенков  
... 92. В. А. Сосенков  
... 93. В. А. Сосенков  
... 94. В. А. Сосенков  
... 95. В. А. Сосенков  
... 96. В. А. Сосенков  
... 97. В. А. Сосенков  
... 98. В. А. Сосенков  
... 99. В. А. Сосенков  
... 100. В. А. Сосенков



Д. А. Бирюков, Т. П. Шляфер и М. И. Яковлева (1962) вырабатывали дыхательные и сердечные условные рефлексы у детей первых месяцев жизни и котят первых недель жизни в условиях сонного наркотического торможения. На этом основании авторы полагают, что условные вегетативные связи могут замыкаться в нижних (по отношению к коре) отделах головного мозга. Такое заключение вполне согласуется с точкой зрения, которая здесь обосновывается, хотя, вообще говоря, опыты, показывающие возможность образования временных связей или даже условных рефлексов во время наркотического сна как у человека, так и животных (К. Стерлинг и Д. Миллер, 1944; Н. Ю. Беленков и М. Ю. Ульянов, 1959; Т. Г. Сорокина и М. Т. Ходебко, 1959, и др.), не являются безукоризненным доказательством этого положения, поскольку наркотики не обладают особенностью избирательного выключения коры полушарий.

Из представленных материалов вытекает вывод, что условные рефлексы на деятельность внутренних органов могут образовываться без участия коры больших полушарий, за счет функции нижележащих отделов мозга. Так как эти рефлексы у декортицированных животных существенно не отличаются от описанных в литературе соответствующих условных рефлексов у нормальных животных, нет оснований считать, что факты образования условных рефлексов на внутренние органы доказывают непременно участие в их осуществлении коры больших полушарий (неокортекса). Такое заключение, конечно, не исключает определенной роли высшего отдела головного мозга в регуляции внутренних органов и их условнорефлекторной деятельности. В тех случаях, когда условный раздражитель сложен, когда для осуществления рефлекса необходим высокий уровень аналитической и синтетической функции мозга, участие коры полушарий представляется очевидным.

Известно, что во время сна наблюдаются характерные изменения в соматическом и вегетативном проявлениях организма. В этом отношении интересны эксперименты В. Д. Чиркова (1958), вырабатывавшего у нормальных и бескорковых кошек условнорефлекторный сон. Необходимо отметить, что у нормальных животных (собака, крыса и др.) такой сон



вырабатывается довольно легко (Г. Ф. Милюшкевич, И. М. Тылевич и Е. С. Ульрих, 1948; Н. Н. Константинова, 1949).

В опытах В. Д. Чиркова в качестве наркотического средства (безусловного раздражителя) был избран газ — закись азота. По своему действию этот наркотик имеет ряд преимуществ перед другими наркотическими веществами и позволяет проведение ежедневных опытов. Закись азота в смеси с кислородом вводилась под стеклянный колпак, где находилось животное, в соотношении соответственно 4:1 со скоростью 2—3 л/мин. В первую минуту вводился чистый газ закиси азота. Контроль количества пропущенных газов осуществлялся с помощью газовых счетчиков. В качестве условного раздражителя использовался метроном (188 ударов в минуту). Картина действия закиси азота, а затем и условного раздражителя сводилась к следующему: вначале происходило небольшое двигательное возбуждение животных, возникали чесательные и лизательные движения, затем животные занимали боковое положение, прижимали голову к туловищу и закрывали глаза. На посторонние звуки, стук по столу, колпаку или звук «кис-кис» кошки не реагировали.

У кошки № 53 неокортекс был удален двухмоментно. Затем приступили к образованию условной связи. Спустя 23 опытных дня, т. е. 23 сочетания (как условный раздражитель, очевидно, действовала и экспериментальная обстановка), одни удары метронома начали вызывать наступление сна у животного. Характерно, что в процессе выработки рефлекса количество газа, потребного для засыпания, постепенно (хотя и скачкообразно) уменьшалось, что уже указывало на приобретение определенного значения условного раздражителя (рис. 39).

Далее условнорефлекторный сон был образован у двух нормальных кошек. В одном случае он выработался после 28 сочетаний, в другом — после 32 сочетаний, т. е. не быстрее, чем у декортицированных животных. Затем, у одной из этих кошек была удалена кора обоих полушарий. При этом выяснилось, что образованная ранее временная связь не исчезла, так как первое же изолированное применение условного раздражителя привело животное в состояние сна.

Ист. ...  
значения в ...  
вегетативная ...  
сов. ...  
текста, тем ...  
в последнее время ...  
больше ...  
данных в пальце ...  
ствия этих образований ...  
в регуляции деятельности ...  
ности внутренних органов ...  
нов. Хотя в экспериментах В. А. Сосенко ...  
ва (1961) находились ...  
кошка не только судорожным ...  
ленным неокортексом ...  
но и лимбической корой, у которой условные рефлексы на внешние органы не отличались от таковых у животных с экстирпированным только неокортексом, этого, конечно, еще недостаточно от дальнейших исследований данного вопроса.

О морфофизиологии ус.

К. М. Быков и Е. ...  
после нескольких ...  
раствора одно лишнее ...  
лудка может вызвать ...  
дение явилось ...  
образования условных ...  
раздражители. В ...  
трудности (Э. Ш. А ...  
Э. Ш. Айрапетьян ...  
левская, 1949, 1950).



Нет оснований отрицать возможного значения в проявлении вегетативных рефлексов палео- и архикортекса, тем более, что в последнее время все больше появляется данных в пользу участия этих образований в регуляции деятельности внутренних органов. Хотя в экспериментах В. А. Сосенкова (1961) находилась кошка не только судаченным неокортексом, но и лимбической корой, у которой условные рефлексы на внутренние органы не отличались от таковых у животных с экстирпированным только неокортексом, этого, конечно, еще недостаточно для того, чтобы отказаться от дальнейших специальных исследований, посвященных данному вопросу.

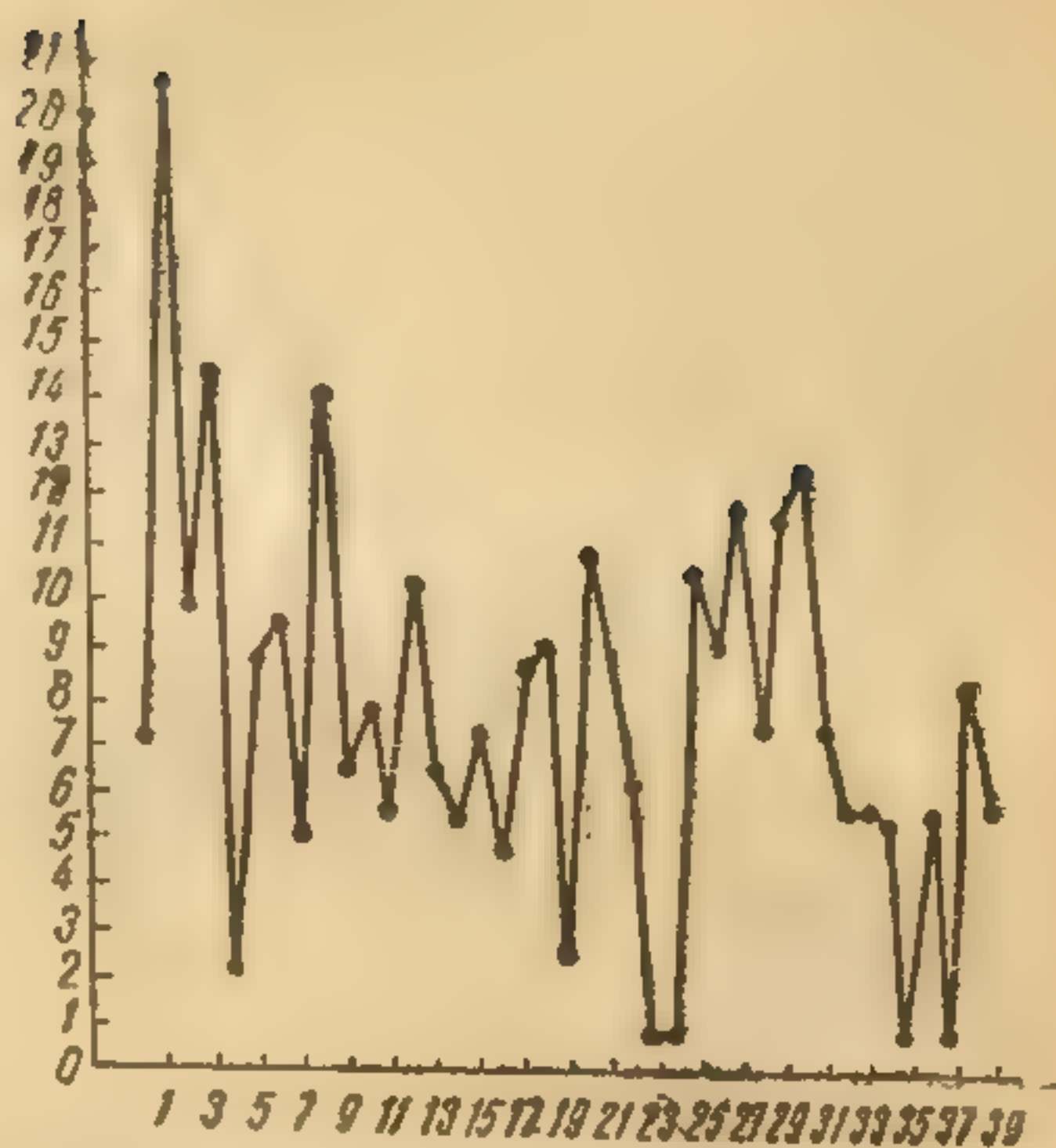


Рис. 39. Количество закиси азота, необходимое для погружения декорированной кошки в сон, в процессе выработки условного рефлекса на метроном (№ 53).

На оси абсцисс — порядковый номер сочетания. На оси ординат — количество закиси азота в литрах. Из кривой видно постепенное снижение дозы закиси азота, что свидетельствует об увеличении условнорефлекторного компонента, вызывающего сон у животного. При 25, 36, 37 и 39-м применении условного раздражителя животное засыпало только под действием условного раздражения.

### О морфофизиологических основах интероцептивных условных рефлексов

К. М. Быков и Е. С. Иванова (1946) показали, что после нескольких введений в желудок физиологического раствора одно лишь орошение слизистой оболочки желудка может вызывать увеличение диуреза. Это наблюдение явилось первым доказательством возможности образования условных рефлексов на интероцептивные раздражители. В дальнейшем К. М. Быков и его сотрудники (Э. Ш. Айрапетьянц и В. Л. Балакшина, 1935; Э. Ш. Айрапетьянц и О. Н. Иванова, 1937; Н. Е. Васильевская, 1949, 1950; И. А. Булыгин, 1959, и др.) на осно-



вании многочисленных фактов установили, что условные рефлексы на вегетативные и соматические органы могут вырабатываться при воздействии условного сигнала на рецепторы, заложенные в самых различных внутренних органах. Не касаясь общей характеристики безусловных и условных интероцептивных рефлексов, которая достаточно полно дана в монографиях В. Н. Черниговского (1960), Э. Ш. Айрапетьянца (1952), И. А. Булыгина (1959), мы рассмотрим лишь вопросы, связанные с замыканием этих рефлексов и локализации его в головном мозгу.

Электрофизиологическими исследованиями, с помощью регистрации первичных ответов, установлено, что при раздражении интерорецепторов или афферентных нервов, идущих от внутренних органов, импульсы от последних достигают коры больших полушарий и регистрируются здесь в строго определенных областях. Так, Делль и Олсон (P. Dell et R. Olson, 1951) установили на орбитальной поверхности *g. compositus anterior* корковое представительство блуждающего нерва. Амазян (V. Amassian, 1951a, 1951b, 1952) показал корковое представительство чревного нерва, которое располагается в двух пунктах, в области *s. ansatus* и в области *g. ectosilvius ant.* Пэттон и Амазян (H. Patton a. V. Amassian, 1952) в пределах орбитальной извилины обнаружили представительство барабанной струны. К. М. Кулланда (1957a, 1957b, 1959) в лаборатории В. Н. Черниговского в опытах на собаках и кошках, используя методику регистрации первичных потенциалов, установил в области круциатной борозды и передней эктосильвиевой извилины корковое представительство *p. pelvicius* и *p. pudendus*.

Таким образом, в коре полушарий существуют определенно очерченные проекционные области не только от экстероцепторов, но и интероцепторов. Обращая внимание на то, что такие небольшие по площади периферические анализаторы, как глаз и ухо, занимают в коре полушарий территорию, намного превышающую территорию проекций от внутренних органов, В. Н. Черниговский (1960) полагает, что это связано с тем, что число нейронов, составляющих корковый конец внешних анализаторов, намного больше, а отсюда и большая степень дифференцирования и более тонкий анализ экстероцеп-



тивных раздражений. Но этому факту может быть дано и другое объяснение, а именно то, что экстероцептивные раздражения, будучи значительно сложнее, чем интероцептивные, в большей степени анализируются корой полушарий, чем подкоркой; анализ относительно примитивных раздражений, идущих от внутренних органов, осуществляется в основном подкорковыми образованиями. Это объяснение согласуется с недавними исследованиями Н. Н. Тимофеева (1960), изучавшего биоэлектрическую деятельность различных отделов головного мозга при раздувании желудка у различных животных (рыба, лягушка, кролик, кошка). Он обнаружил отличный характер поступления интероцептивной сигнализации в высшие отделы центральной нервной системы. У низших позвоночных электрические ответы регистрировались во всех отделах мозга, у высших же (кролик, кошка) эти ответы обнаруживались только в ограниченных отделах коры полушарий и почти во всех участках среднего мозга и мозжечка. У кролика эта область больше, чем у кошки. Автор не без оснований приходит к заключению, что если кора головного мозга участвует в регулировании оптимальных отношений организма с внешней средой, то осуществление более простых рефлекторных актов в значительной мере производится лежащими ниже отделами мозга.

Если кора полушарий и имеет отношение к анализу интероцептивных раздражений, то, конечно, значительно меньше того, которое она имеет к экстероцептивным раздражениям. Удаление корковых концов зрительного или слухового анализатора хотя и не исключает полностью анализа звуковых и зрительных раздражений, однако оно вызывает существенные нарушения его, которые к тому же не восстанавливаются ни в какие отдаленные периоды. Что же касается удаления корковых представительства внутренних органов, то удаление их не ведет к таковым нарушениям, и после того или иного периода времени анализ интероцептивных раздражителей полностью восстанавливается. Скорее всего нужно согласиться с В. Н. Черниговским, когда он писал в 1949 г., что «для сохранения в полном объеме интероцептивных рефлексов необходима не целостность коры полушарий, а целостность подкорковых образований».



Произведенные до настоящего дня эксперименты с частичными экстирпациями коры полушарий не дают оснований локализовать по крайней мере основное замыкание интероцептивных условных рефлексов в коре больших полушарий. В лаборатории, руководимой Э. Ш. Айрапетьянцем (1960), были произведены эксперименты на собаках с удалением у них моторной и премоторной зон коры (4 и 6 поля). До экстирпации наблюдались различные интероцептивные условные рефлексы с кишечника, желудка, мочевого пузыря и матки. После удаления указанных областей эти рефлексы исчезали до 30 дней, но затем восстанавливались и существенно не отличались от рефлексов, наблюдаемых до операции. Такие же данные были получены Л. И. Гуляевой (1957) и Н. К. Газа (1957). После удаления премоторных зон коры полушарий интероцептивные рефлексы с желудка и желчного пузыря снижались или совсем исчезали, однако через 2—3 недели они восстанавливались и даже превышали свою исходную величину. В. Н. Черниговский и А. Н. Советов (1960), А. Н. Советов (1960) в отличие от упомянутых выше авторов удаляли лишь зоны коркового представительства блуждающих и чревных нервов. Исследования показали, что после этого условные рефлексы с желудка и кишечника уменьшаются или исчезают, однако через 7—8 дней они восстанавливаются.

Все эти факты указывают, что после удаления передних частей коры полушарий интероцептивные условные рефлексы лишь снижаются или исчезают только на некоторое время. Эти факты кажутся весьма важными, ибо они показывают, что участие областей коры полушарий, относящихся к представительству внутренних органов, не обязательно для осуществления интероцептивных условных рефлексов.

В. Н. Черниговский (1960), Э. Ш. Айрапетьянц (1960) и другие авторы объясняют восстановление интероцептивных условных рефлексов после частичных экстирпаций коры наличием в последней так называемых «рассеянных элементов» различных корковых анализаторов. Однако это чисто гипотетическое представление до настоящего времени не получает убедительных фактических подтверждений. Поэтому отказаться от точки зрения, что приписываемые рассеянными элементам функ-

Исследованием этого  
дмой нами лабораторией  
изучает возможность сбраз  
тальных рефлексов с желудка  
ую функции у кошек, лиш  
тже условного раздражени  
желудок через фистулу б  
Безсловное раздражение —  
трического тока на передн  
мни в опытах с одной дек  
лучены результаты, свиде  
животных могут быть выраб  
ловные рефлексы. У данног  
ли проявления условной ре  
ания, увеличения частоты  
двигательной реакции в ст  
дражение было обнаружено  
эта условная реакция и не  
ловном раздражении и не  
всегда были четко выраже  
сомнений, что это были  
рефлексы (рис. 46). У  
рефлекс был выработан

Результат гистологическ  
собак Л. В. Лобановой нам



ции в действительности осуществляются подкорковыми образованиями, нет достаточных оснований.

Л. В. Лобанова (1959) делала попытку выработать оборонительный двигательный рефлекс на механическое раздражение желудка у собак, лишенных коры обоих полушарий. Ей не удалось образовать у таких животных интероцептивного условного рефлекса. Однако эти отрицательные результаты не дают возможности отвергнуть точку зрения возможности подкоркового замыкания условных рефлексов, поскольку у собак после экстирпации коры полушарий часто наступают такие деструктивные изменения в подкорковых аппаратах, что трудно в этих случаях ожидать у них образования каких-либо условных рефлексов<sup>1</sup>. Тем не менее Загеру с сотрудниками (1961) у декортицированных собак удавалось вырабатывать определенные интероцептивные условные связи.

Исследованием этого вопроса занимается в руководимой нами лаборатории В. А. Сосенков (1962). Он изучает возможность образования условных интероцептивных рефлексов с желудка на сердечную и дыхательную функции у кошек, лишенных неокортекса. В качестве условного раздражения применяется введение в желудок через фистулу 5 мл воды с температурой 20°. Безусловное раздражение — болевое воздействие электрического тока на переднюю лапу. К настоящему времени в опытах с одной декортицированной кошкой получены результаты, свидетельствующие, что у таких животных могут быть выработаны интероцептивные условные рефлексы. У данного животного первые признаки проявления условной реакции в виде учащения дыхания, увеличения частоты сердцебиений и обобщенной двигательной реакции в ответ на интероцептивное раздражение было обнаружено после 15 сочетаний. Хотя эта условная реакция и не проявлялась при каждом условном раздражении и отдельные компоненты ее не всегда были четко выражены, тем не менее не остается сомнений, что это были настоящие интероцептивные рефлексы (рис. 40). У нормальной кошки такой же рефлекс был выработан спустя 12 сочетаний.

<sup>1</sup> Результат гистологического исследования мозга подопытных собак Л. В. Лобановой нам неизвестен.



В опытах Адама и Межароса (G. Adám a. J. Mészáros, 1962) на собаках с фистулой кишки или мочеточника раздражение интероцепторов этих органов являлось условным, а экстероцептивное раздражение (тон,

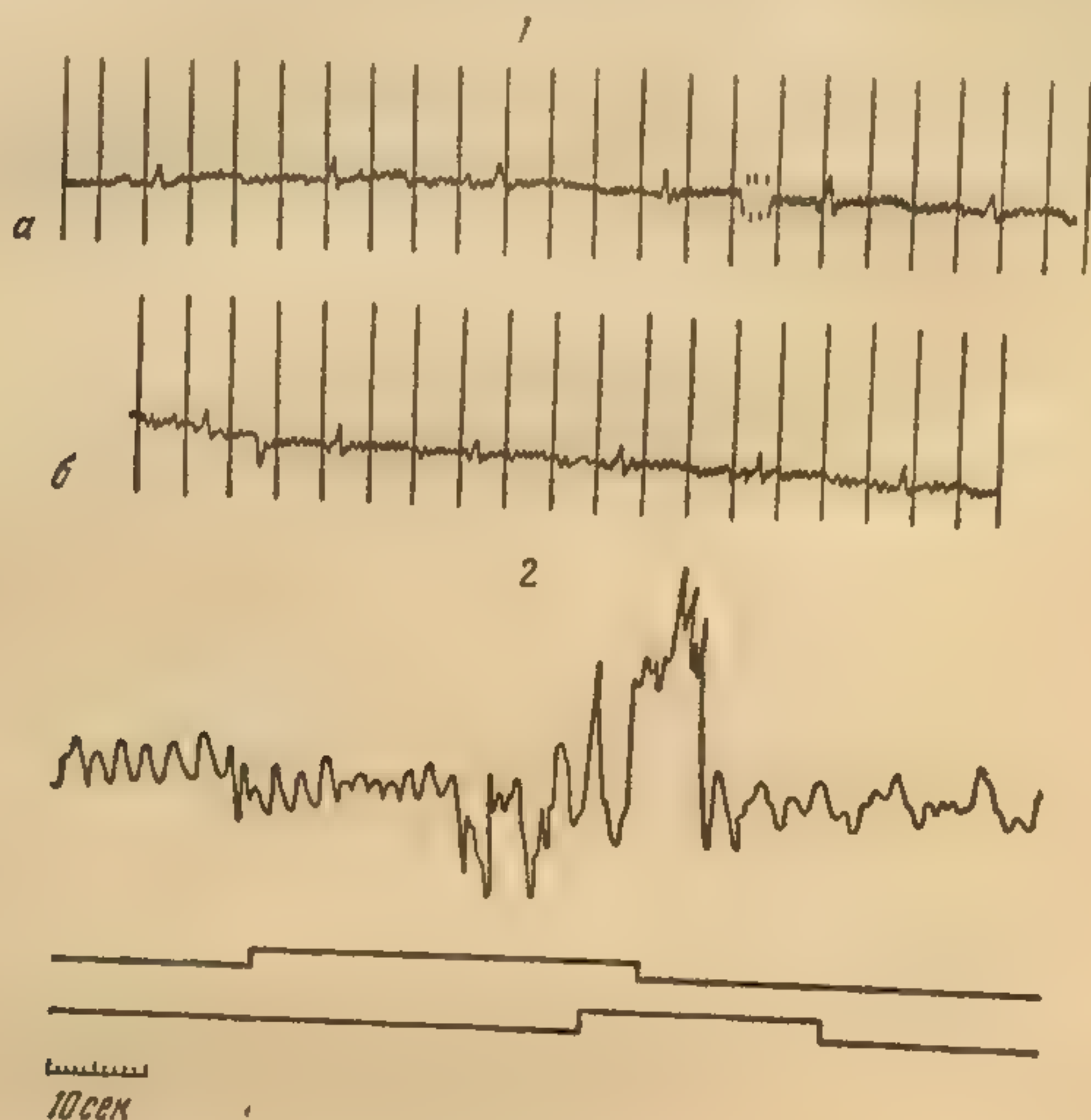


Рис. 40. Условнорефлекторные изменения сердечной деятельности и дыхания, выработанные у декортицированной кошки на введение воды в желудок при подкреплении ударом электрического тока в переднюю конечность.

1 — условнорефлекторное учащение сердечной деятельности (по показаниям электрокардиограммы): а — исходный уровень (164 сокращения в минуту); б — при действии условного раздражителя (193 сокращения в минуту); 2 — условнорефлекторное изменение дыхания. Значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель.

электрическая стимуляция кожи), вызывавшее в электроэнцефалограмме типичную корковую реакцию пробуждения (arousal), безусловным. После ряда их сочетаний одно интероцептивное раздражение приводило к возникновению в коре отчетливой десинхронизации электрической деятельности. Оказалось, что такая же услов-

Рис. 41. Изменения электрических потенциалов головного мозга (Б) карстидии (сверху вниз) в мм рт. ст., шкала калибровки в мм рт. ст., биопотенциалы извилины, II — биопотенциалы продолговатого мозга (сверху вниз) 2 м.с.



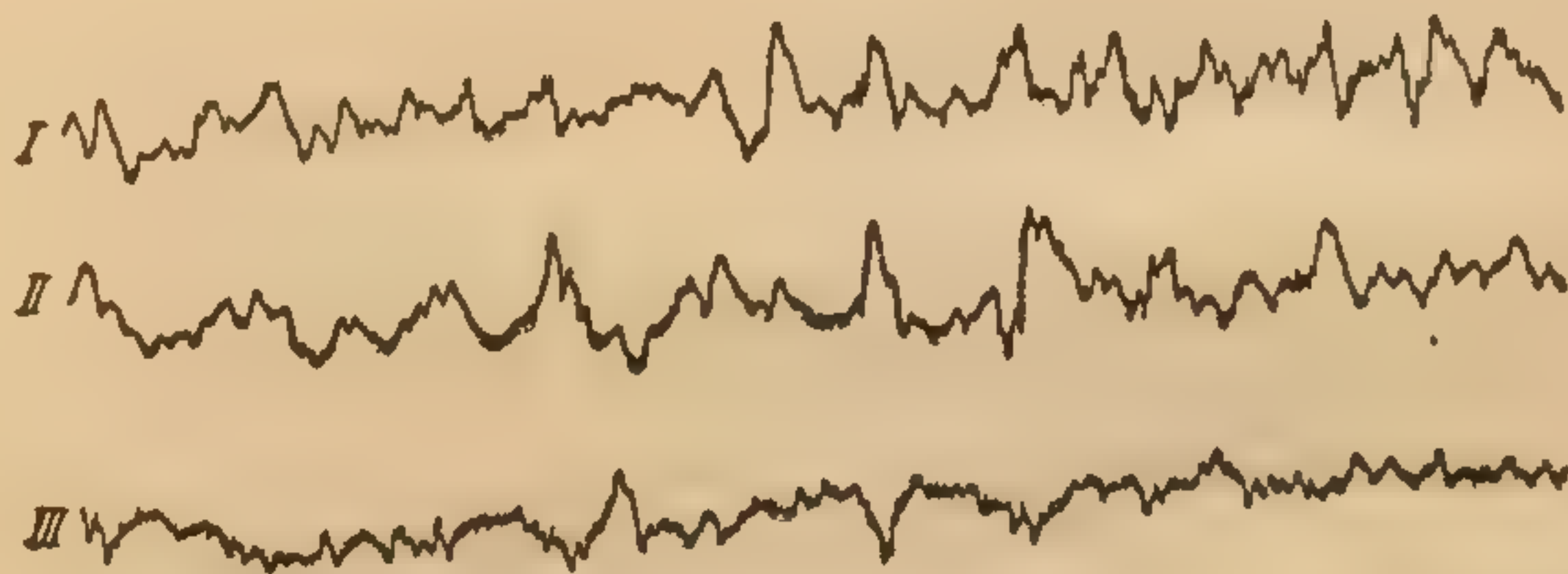
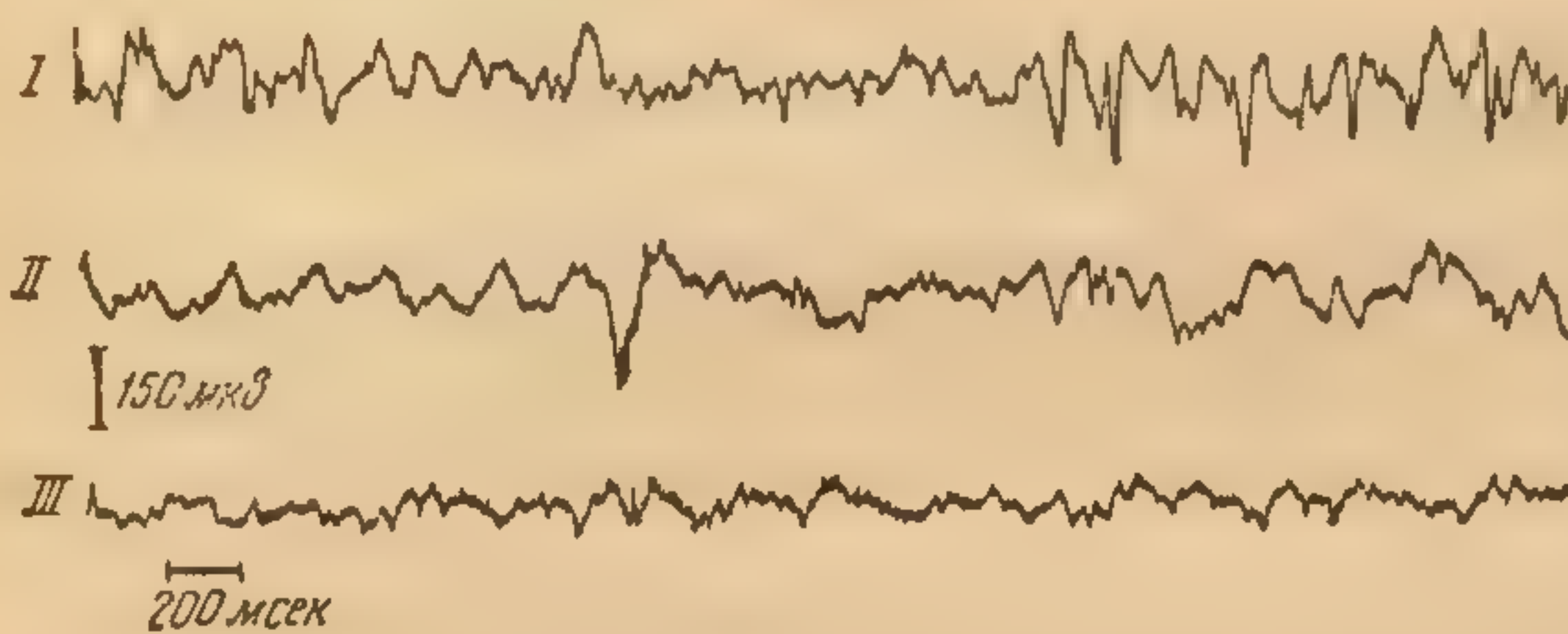
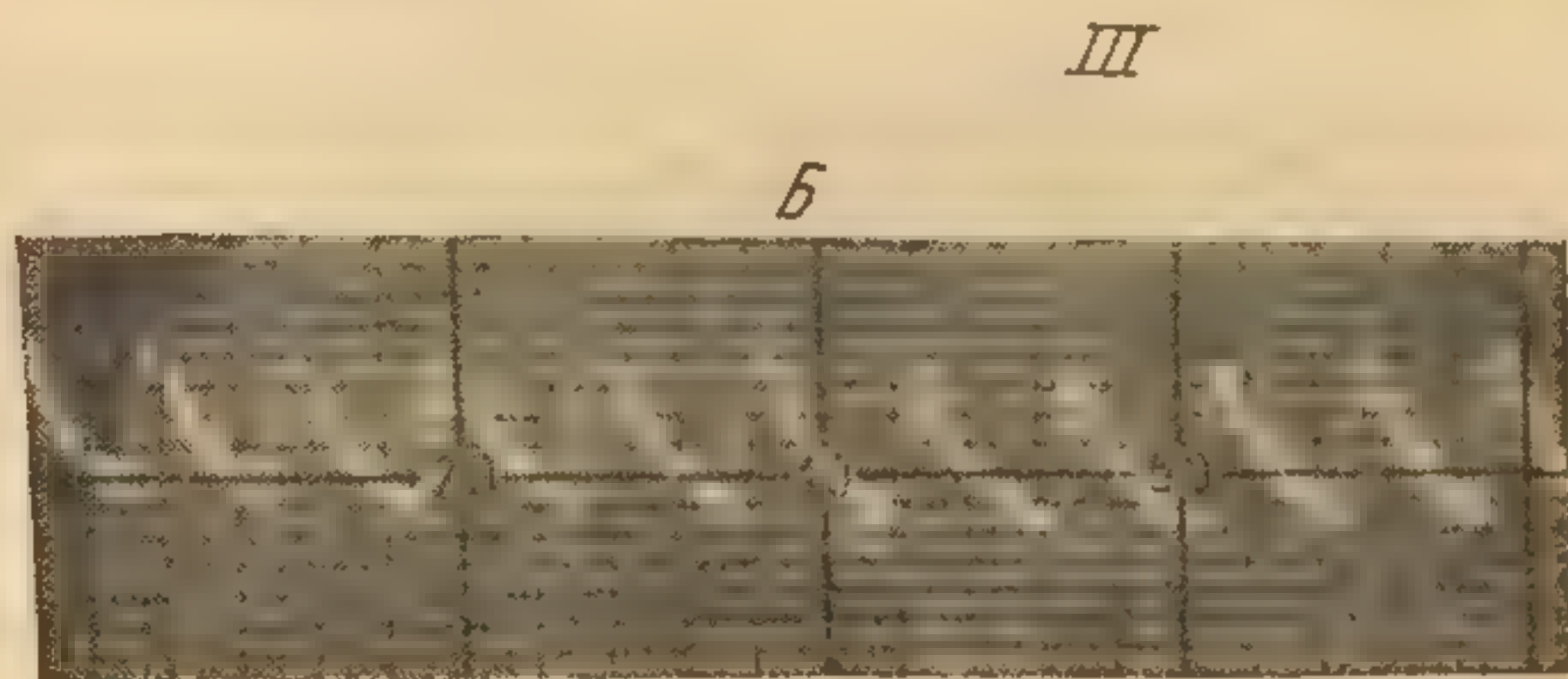
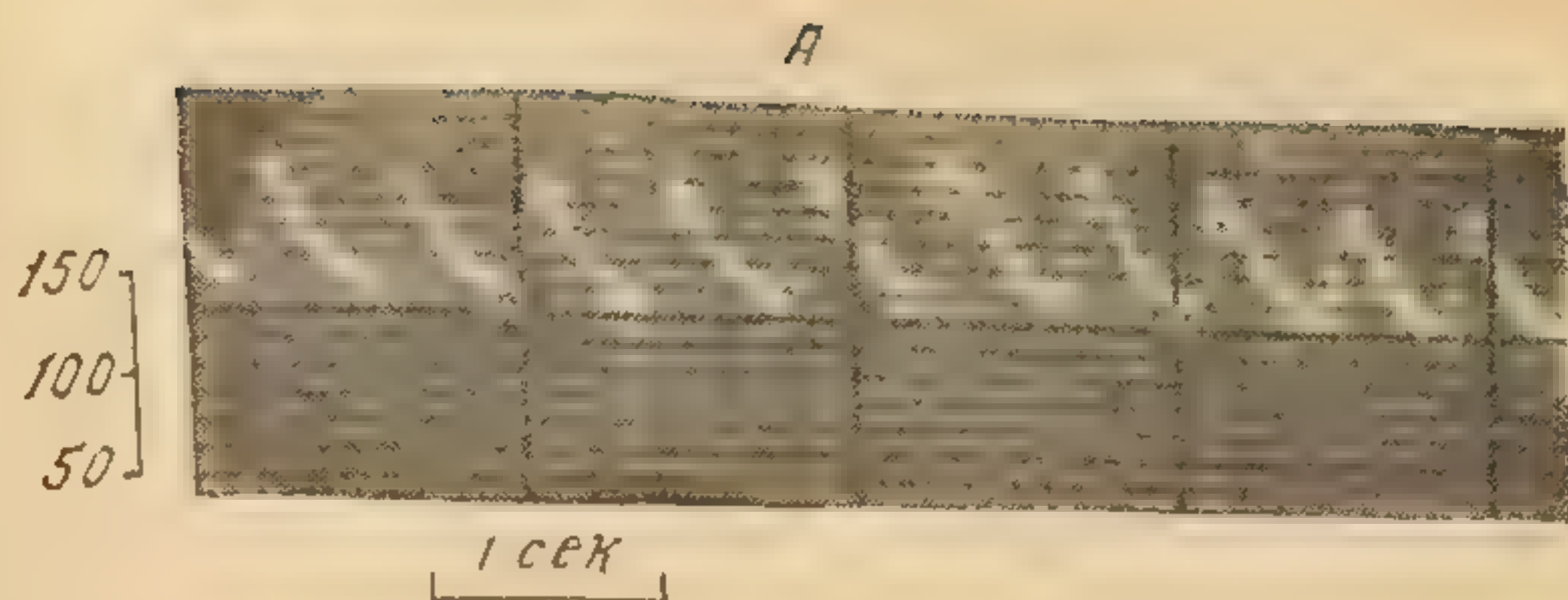
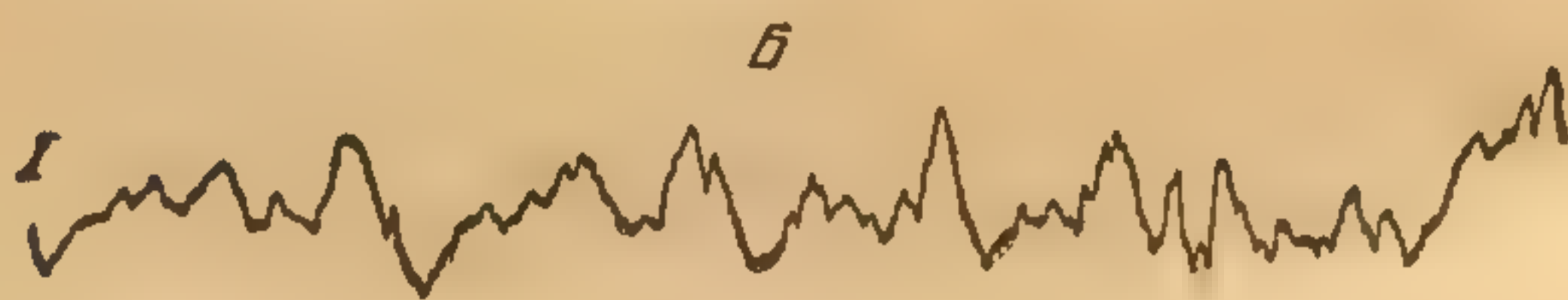
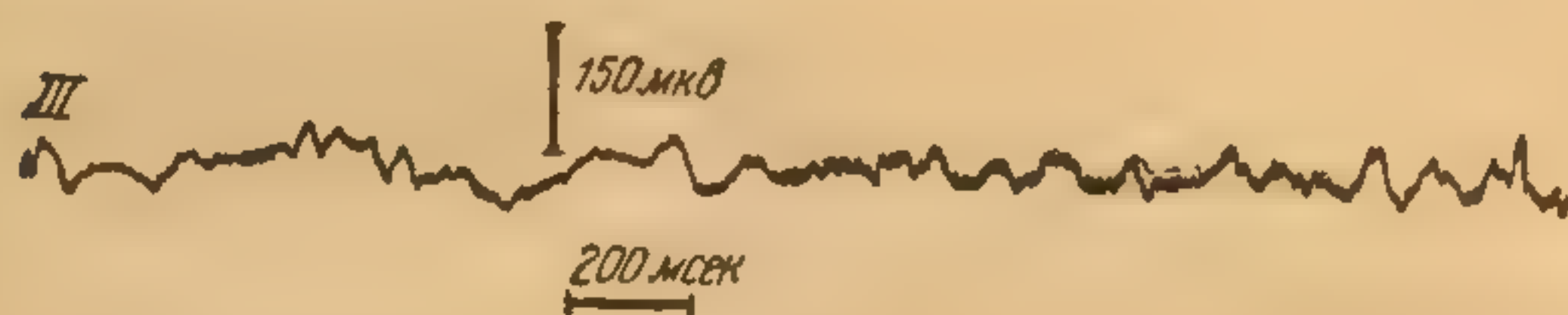
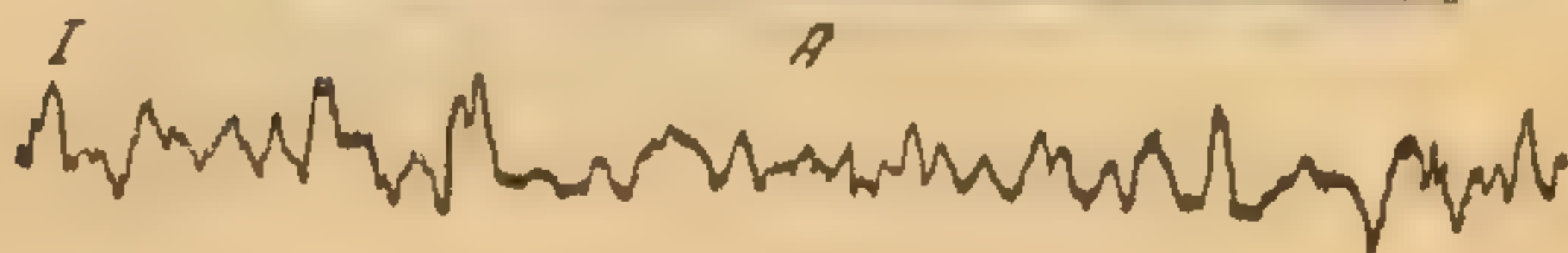


Рис. 41. Изменения артериального давления и биоэлектрических потенциалов головного мозга до раздражения (А) и после раздражения (Б) каротидного синуса электрическим током.

Значение кривых (сверху вниз): артериальное давление (электроманометрическая регистрация в мм рт. ст., шкала), I—электrokортикограмма (передняя часть круциатной извилины), II—биопотенциалы гипоталамуса (средняя часть), III—биопотенциалы продолговатого мозга (центр ромбовидной ямки). Раздражающий ток: 70 гц, 2 м/сек, 5 в течение 15 секунд.





В гальву такого РМЗ  
Адам Яноши и Шрейбер  
и W. Schreiber, 1953  
связь у средневозрастных  
не предлого двухлет  
дражение п. relucius, яв  
жением центрального кон  
вавшим при постановку  
63-100 сочетаний изобр  
п. азали только при стим  
Образованная элементар  
та по крайней мере в  
За последнее время у  
ролею роли коры бол  
ива. образовании в инт  
ким методом.

Интенсивно изучаются  
х мозговых структура  
торов, а также влияния  
на основную электричес  
ратуре описаны довольно  
стающие в спонтанно  
кри полушарий при ра  
их органов (Э. С. То  
1955; П. В. Братузь.  
Однако эти исследова  
что во всех случаях с  
пространяются на зна

Рис 42. Отсутствие сдв  
менений электрическ  
ния (А) и после разд  
ским током. Раздража  
15 секунд. Остальные



ная реакция может быть выработана при подкреплении условного interoцептивного сигнала непосредственным электрическим раздражением мезенцефальных структур. Авторы, таким образом, пришли к выводу, что кортикальная электрическая активация мезенцефального происхождения может носить характер условного рефлекса, иными словами, условная временная связь при раздражении interoцепторов может устанавливаться на уровне среднего мозга.

В пользу такого вывода говорят и опыты Маркел, Адам, Яносфи и Шрейбер (E. Markel, G. Adám, M. Jánosfi a. W. Schreiber, 1963), вырабатывавших временную связь у среднемозговых кошек (перерезка мозга на уровне переднего двухолмия). Сочетая электрическое раздражение n. pelvicius, являвшимся условным, с раздражением центрального конца блуждающего нерва, вызывавшим приостановку дыхания, им удавалось после 60—100 сочетаний наблюдать такие же изменения в дыхании только при стимуляции первого из этих нервов. Образованная элементарная временная связь сохранялась по крайней мере в течение 24 часов.

За последнее время учащаются попытки подойти к изучению роли коры больших полушарий и других мозговых образований в interoцепции электрофизиологическим методом.

Интенсивно изучаются первичные ответы в различных мозговых структурах при раздражении interoцепторов, а также влияния раздражения interoцепторов на основную электрическую активность мозга. В литературе описаны довольно разнообразные эффекты, наступающие в спонтанной электрической деятельности коры полушарий при раздражении различных внутренних органов (Э. С. Толмасская, 1948; Ф. И. Серков, 1955; П. В. Братусь, 1958, Лю Ши-Юй, 1957, и др.). Однако эти исследования единообразно показывают, что во всех случаях биоэлектрические изменения распространяются на значительные площади коры, хотя

Рис. 42. Отсутствие сдвигов в артериальном давлении и наличие изменений электрической деятельности структур мозга до раздражения (А) и после раздражения (Б) каротидного синуса электрическим током. Раздражающий ток: 70 гц, 2 м/сек, 4 в течение 15 секунд. Остальные обозначения те же, что и на рис. 41.



наиболее выраженными они и оказываются в передних ее отделах.

Однако исследователи сталкиваются со значительными трудностями при интерпретации получаемых при этом данных. Каков физиологический смысл электрических изменений, отмечаемых в коре при интероцептивных раздражениях, какой физиологический процесс они выражают, пока еще не определено.

Г. Н. Сметанкин (1962) в острых опытах на наркотизированных и ненаркотизированных кошках изучал электрическую активность различных отделов головного мозга во время проявления сердечно-сосудистого рефлекса, вызываемого электрическим раздражением каротидного синуса. При этом он отметил определенные изменения в электрической деятельности коры полушарий (возникновение высокоамплитудных медленных или высокочастотных волн), проявляющихся преимущественно в передней ее части (рис. 41). Однако, как мы уже указывали в настоящей главе, выключение холодом этой области коры не отражается ни на уровне артериального давления, ни на осуществлении синокаротидного рефлекса (Н. Ю. Беленков и Г. Н. Сметанкин, 1960). Следовательно, поступление импульсов в кору полушарий при раздражении синокаротидной области возможно непосредственно и не связано с осуществлением этого интероцептивного рефлекса. С другой стороны, оказалось, что эти изменения электрической активности коры полушарий при раздражении каротидного синуса могут протекать без каких-либо гемодинамических сдвигов (рис. 42). Наиболее заметные и регулярные биоэлектрические изменения при осуществлении синокаротидного рефлекса проявляются все же в области сосудодвигательного центра продолговатого мозга, что, по-видимому, показывает особо важную роль данной области в осуществлении этого рефлекса.

Полезные исследования для объяснения происхождения электрических изменений в коре мозга при раздражении внутренних органов были выполнены Э. С. Толмасской и Л. М. Дыкман (1960, 1961). При раздувании резинового баллона, введенного в желудок, у кроликов десинхронизация фоновой электрической активности отмечалась в сенсомоторной области коры полушарий (что соответствует наблюдениям и других



авторов). В ретикулярной формации главным образом в области варолиева моста и среднего мозга в это время наблюдалось появление высокоамплитудных острых волн или высокоамплитудных волн с некоторым замедлением ритма. Эти интероцептивные раздражения приводили к значительно большим изменениям электрической активности в образованиях ретикулярной формации, чем в специфических структурах. Экстероцептивные же раздражения вызывали в последних четкие изменения. После внутримышечных введений аминазина (0,3—0,5 мг), который, как известно, блокирует связь ретикулярной формации с корковыми образованиями, электрические сдвиги при растяжении желудка наблюдались в ретикулярной формации и отсутствовали в коре полушарий. Авторы отмечают постоянные и одновременные изменения при интероцептивной стимуляции в ретикулярной формации, варолиевом мосту, гипоталамусе, гиппокампе и орбитальной и моторной областях коры. На этом основании они выделяют эти образования в функциональную систему, связанную с интероцепцией. Эксперименты И. В. Орлова (1960), в которых при растяжении матки кролика наблюдались десинхронизация корковой активности в передних частях коры полушарий, определенные изменения в ретикулярной формации ствола мозга и таламуса, а также устранение корковой десинхронизации после введения животным аминазина, также свидетельствуют о непосредственном участии в проведении к коре полушарий интероцептивных импульсов неспецифических систем головного мозга.

Принимая во внимание эти материалы, следует считать, что изменения основной корковой электрической активности при интероцептивных раздражениях обусловлены поступлением сюда сигнализации, не несущей какой-либо специальной информации, поскольку электрофизиологические данные показывают потерю модальности восходящих импульсов, переключающихся в ретикулярной формации. По-видимому, импульсация в кору полушарий в этих случаях происходит не столько для осуществления здесь анализаторных процессов, сколько для общего тонизирования и повышения функционального состояния коры полушарий, необходимого для деятельности организма.



Можно полагать, что и влияния коры полушарий на интероцептивные рефлексы не носят специфического характера. В. Н. Черниговский (1960), например, говоря о безусловных интероцептивных рефлексах, указывает, что изменения этих рефлексов у децеребрированных животных почти аналогичны тем изменениям, которые



Рис. 43.

А — карта коры полушарий обезьяны. Показаны пункты, при раздражении которых происходят изменения артериального давления [по Хоффу и Грину (E. Hoff a. N. Green, 1936)]; Б — карта коры полушария обезьяны. Точки показывают участки, раздражение которых вызывают потенциалы в центральном отделе ствола мозга [по Френчу с сотрудниками (J. French, R. Hernandez-Peon, a. R. Livingston, 1955)]. Вверху — латеральная поверхность, внизу — медиальная.

наблюдала С. С. Мусящикова (1954) у животных после удаления верхних шейных симпатических ганглиев.

Есть серьезные основания считать, что влияние коры полушарий на деятельность расположенных ниже вегетативных центров происходит при участии нисходящих элементов ретикулярной формации. В пользу этого говорят данные о наличии путей, идущих из коры в ретикулярную формацию, которые явно обнаруживаются после повреждений коры полушарий. Необходимо отметить, что подавляющее большинство кортико-ретикулярных волокон исходит из передних долей коры: из

моторной области (поле 6), т. е. в области удаления коры на функциональную форму ретикулярной формации Цанкетти (G. Rossi a. C. Zancchetti, 1954). Френч, Хернандес-Пеон, R. Hernandez-Peon, одновременно и теми кортико-ретикулярными пунктами коры больших полушарий, которые вызывают изменения в ретикулярной формации при сопоставлении этих совпадений полей. С этим, если бы на первом, относящиеся не к другим вегетативным центрам, что роль нисходящих выражается в них на соответствующей механике коры. И так, существует то, что не только условнорефлекторная структура. Несомненно, условнорефлекторная структура, чем со-



моторной области (поля 4 и 4s) и премоторной области (поле 6), т. е. из тех корковых полей, раздражение или удаление которых более всего оказывает действие на функцию внутренних органов. Нисходящих путей в ретикулярную формацию из затылочной, теменной и височной долей коры не обнаруживается [Росси и Цанкетти (G. Rossi a. A. Zanchetti, 1957)]. Кроме этого, выясняется, что области коры, при раздражении которых получают электрические ответы в ретикулярной формации [Бремер и Терцулло (F. Bremer a. C. Terzuolo, 1954), Френч, Хернандес-Пеон и Ливингстон (J. French, R. Hernandez-Peon, R. Livingston, 1955)] являются одновременно и теми областями, которые дают начало кортико-ретикулярным волокнам [Росси и Бродал (G. Rossi a. A. Brodal, 1956)]. На рис. 43 изображены пункты коры больших полушарий, раздражение которых вызывает изменения в артериальном давлении, и пункты коры, при раздражении которых в ретикулярной формации регистрируются вызванные ответы. При сопоставлении этих карт можно заметить определенное совпадение полей. Оно, очевидно, было бы еще большим, если бы на первой из них были изображены пункты, относящиеся не только к сосудодвигательным, но и другим вегетативным функциям. Если принять во внимание, что роль нисходящих путей ретикулярной формации выражается в облегчающих или тормозящих влияниях на соответствующие подкорковые образования, то такой механизм кортикальных воздействий на деятельность внутренних органов делается весьма вероятным.

Итак, существует ряд фактов и аргументов в пользу того, что не только кора полушарий обуславливает условнорефлекторную функцию внутренних органов, но значительную долю в этом несут субкортикальные структуры. Несомненным представляется и то, что вегетативная условнорефлекторная деятельность в значительно большей степени связана с подкорковыми образованиями, чем соматическая.



## РОЛЬ ПОДКОРКОВЫХ ОБРАЗОВАНИЙ В ОБЩЕЙ СТРУКТУРЕ УСЛОВНОГО РЕФЛЕКСА

В самом начале изучения условных рефлексов для определения локализации условнорефлекторных дуг в лаборатории И. П. Павлова производились многочисленные эксперименты с удалением различных областей коры полушарий. Как известно, первоначальное представление И. П. Павлова состояло в том, что условные рефлексy замыкаются в коре больших полушарий. Но после того, как не удалось подтвердить наличие коркового пищевого центра, описанного Я. П. Горшковым (1901), и экспериментов, в которых обнаружилось, что после экстирпации тех или иных областей коры образованные условные рефлексy не исчезают, И. П. Павлов выдвинул гипотезу о замыкании временной связи между корковым центром, воспринимающим условный раздражитель, и соответствующим центром безусловного рефлекса, расположенного в подкорке. В дальнейшем же в 1925 г. в связи с возникновением представления о наличии в коре представительства безусловных рефлексy И. П. Павлов вернулся к своей первоначальной точке зрения о корковом пути замыкания условных рефлексy. Этой точки зрения И. П. Павлов придерживался до конца своих дней.

Однако категоричным в этом вопросе И. П. Павлов никогда не был, так, например, в своих «Лекциях» он говорил: «...где именно происходит замыкание — в коре ли больших полушарий исключительно или при участии и нижележащих частей мозга? Мыслима и та и другая возможности»<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> И. П. Павлов. Лекции о работе больших полушарий головного мозга, М. — Л., 1937, стр. 52.



И действительно, в ходе развития науки, совершенствования методических приемов исследования, появились серьезные аргументы в пользу признания участия в условном замыкании субкортикальных структур мозга. В настоящее время рассмотрение условного рефлекса как продукта исключительно корковой деятельности означает игнорирование многого того, чего достигла современная физиология высшей нервной деятельности. Мы уже представили целый ряд фактов, указывающих на участие подкорковых образований в условнорефлекторной деятельности, однако для более полного представления о замыкательной функции головного мозга следует привести дополнительные материалы, позволяющие представить общую физиологическую организацию условного рефлекса и место, которое занимают в ней субкортикальные структуры.

### Пути замыкания условных рефлексов

В настоящее время становится все более очевидным, что условные рефлексы могут замыкаться на разных уровнях головного мозга и что даже при относительно простых условных рефлексах замыкание представляет собой сложный механизм, в который включаются различные структуры мозга, в том числе и подкорковые. Для обоснования этой точки зрения целесообразно рассмотреть основные возможные пути замыкания условных рефлексов.

**Корковое замыкание.** Представление о замыкании условнорефлекторной дуги путем установления связи между двумя корковыми областями особенно укрепилось после того, когда Д. С. Фурсиков и М. И. Юрман (1925а, 1925б) в опытах на собаках с удаленной корой одного полушария наблюдали, что электрооборонительные условные рефлексы на звуковой раздражитель могут быть выработаны только на «здоровой» стороне, а на «поврежденной» они не образуются. Из этого авторы заключили, что для образования условного рефлекса необходимо представительство в коре не только условного, но и безусловного раздражителя. Хотя этот вывод и не лишен определенного основания, полученных материалов все же было недостаточно, чтобы при-



ходить к такому заключению. По поводу данного вывода Ф. И. Майоров в «Истории учения об условных рефлексах» (1954) писал, что это представление «должно быть расценено не как непосредственный вывод из фактов, а скорее как интерпретация с новой точки зрения». Такая оценка этих опытов тем более оправдана, поскольку в дальнейшем С. С. Полтырев и В. А. Алексеев (1936), Чирну (V. Cîrnu, 1957) и др. в противоположность данным Д. С. Фурсикова и М. И. Юрмана показали возможность выработки двигательных условных рефлексов и на стороне тела, противоположной удаленной половине коры полушарий.

Дальнейшее развитие идеи о наличии в коре полушарий представительства безусловного рефлекса получило в работах П. С. Купалова, Э. А. Асратяна, П. К. Анохина и др. П. С. Купалов и О. П. Ярославцева (1935) установили, что при систематическом введении в рот собаке раствора сахара величина безусловной секреции на это раздражение постепенно увеличивается, достигая устойчивых величин через несколько недель. Было показано также, что безусловная секреция на влияние сахара делается больше, когда вливание сахара предшествует действию условного раздражителя. В последующем в лаборатории П. С. Купалова (1947) были получены и другие данные, подкрепляющие это положение. Наличие коркового представительства слюнных безусловных рефлексов отмечено К. С. Абуладзе (1956), З. Р. Мартинек (1955) в опытах на собаках с односторонне удаленной корой с выведенными наружу частями языка. Большое количество фактов, указывающих на участие коры полушарий в осуществлении безусловных рефлексов, получено в лаборатории Э. А. Асратяна (1938, 1959) в опытах на полностью декортицированных собаках.

Ценные данные, имеющие отношение к раскрытию механизма замыкания условнорефлекторных временных связей, получены при помощи электрофизиологических исследований. Мы не будем касаться многочисленных фактов, наблюдаемых при установлении временной связи в мозгу, посредством сочетания двух сенсорных раздражений, например света и звука [Дуруп и Фессар (G. Durup a. A. Fessag, 1935), П. И. Шпильберг, 1947;



Травис и Эган (L. Traivis a. J. Egan, 1938), Джаспер и Шагасс (H. Jasper a. S. Shagass, 1941) и др.], хотя они и дали существенные материалы для понимания условнорефлекторной деятельности. Остановимся лишь на тех исследованиях, при которых электрическая деятельность коры полушарий регистрировалась в процессе выработки и проявления так называемых истинных рефлексов, т. е. сопровождающихся той или иной внешней деятельностью организма.

Н. М. Ливанов и К. Л. Поляков (1945), Н. М. Ливанов и А. М. Рябиновская (1947), изучая электрические процессы в коре полушарий при выработке оборонительного условного рефлекса на световой раздражитель, обнаружили, что если до образования этого рефлекса световой раздражитель не давал изменений в моторной зоне коры, то после образования его этот раздражитель начинал вызывать определенные биологические ритмы. Далее, Л. Г. Трофимовым с сотрудниками (1955, 1958), А. Б. Коганом (1949), Т. С. Наумовой (1956), Г. Т. Сахиулиной (1957) и др. исследование этого вопроса было расширено, в результате чего определилась общая закономерность, заключающаяся в том, что в первый период образования условных рефлексов электрические реакции при действии условных раздражителей оказываются генерализованными по всей коре, а в следующий за ним второй период, сопутствующий специализации рефлекса, области коры, непосредственно не участвующие в образовании рефлекса, уже перестают реагировать на действие условного сигнала (или в этих областях развивается даже медленная электрическая активность), в то время как в представительствах условного и безусловного раздражения отчетливо проявляются явные признаки возбуждения. Как показали наблюдения Н. И. Николаевой (1954), А. Б. Когана (1958), именно в этих областях коры полушарий при установлении условного рефлекса происходят изменения порогов раздражения. Л. В. Тишанинова (1961) исследовала возбудимость и реактивность коры головного мозга в ходе выработки условного оборонительного рефлекса у кроликов. Она также отметила при появлении условной двигательной реакции повышение реактивности и возбудимости участков коры, между которыми замыкается временная связь.



Корковый путь замыкания условного рефлекса был показан и в энцефалоскопических исследованиях М. Н. Ливанова (1960). Регистрируя на кинопленку фокусы возбуждения в коре полушарий при выработке у кроликов оборонительного двигательного рефлекса на световое раздражение, на первых этапах автор наблюдал выраженные явления генерализации, когда при действии условного сигнала возбуждение в коре было диффузно. В последующие же стадии эти процессы концентрировались, завершаясь, в конце концов, в возбуждении двух пунктов коры: зрительной и моторной, между которыми была видна светящаяся полоска, отображающая функциональную связь между этими областями. Однако М. Н. Ливанов отмечает, что условнорефлекторные движения конечности часто проявлялись и без видимой связи между корковыми фокусами, а также и вообще при отсутствии возникновения в коре полушарий очагов возбуждения. Это, между прочим, может указывать на возможность осуществления данного рефлекса и за счет участия лежащих ниже отделов головного мозга.

Джаспер, Рицци и Доан (H. Jasper, F. Ricci, a. R. Doane, 1958) исследовали у обезьяны активность отдельных корковых клеток в процессе образования и проявления условного двигательного рефлекса у обезьян. Микроэлектроды вводились в клетки различных областей коры полушарий, от этих же областей одновременно отводились потенциалы и с помощью макроэлектродов. После образования двигательного условного рефлекса авторы наблюдали десинхронизацию основного ритма в моторной области, отдельные же нервные клетки показывали или увеличение количества вспышек, или их уменьшение, или совсем не проявляли каких-либо изменений. Отношение данной области к осуществлению условного рефлекса по показаниям микроэлектродных отведений могло быть выявлено только статистической обработкой полученных материалов. На этом основании, а также на основании аналогичных данных Моррелла (F. Morrell, 1961a) следует полагать, что между афферентными и эфферентными центрами коры существуют множественные клеточные связи, которые могут варьировать и включаться в осуществление данного рефлекса в зависимости от различных условий.

В лабораторных условиях  
получают возбудитель  
рикулярный возбудитель  
и ее областей  
нов, в одной из областей  
целом ряде экспериментов  
полушарий несут  
возбудимости путей  
сти слабого постоянного  
коркового представления  
того приводила к тому  
дражители (свет, звук)  
цию соответствующей  
лось далее, что такую  
закрепленную временную  
рующего постоянного  
тому пункту коры и  
тежной реакции, приме  
через постоянные интер  
условиях образуется ре  
в том, что если очере  
пропускается, то в это  
той конечности (В. С.  
и соавторы, 1952; Т. Б.  
и Р. А. Позднякова, 19  
Однако, как установ  
(1961, 1962), подтверд  
при корковой домина  
быть не только межкор  
потенциалов от отдель  
ной области коры, нахо  
ной поляризации, автор  
дражения в клеточн  
имеющих разные латен  
субпиальный разрез  
жения поляризующего  
секая таким образом в  
участка, но сохраняя  
но исчезновение ответа  
дом. В то время как  
ластью, т. е. при на  
сохранении кортикаль



В лаборатории В. С. Русинова показано, что при выработке двигательного условного рефлекса в коре полушарий возникают длительные потенциалы, регистрирующиеся по мере установления рефлекса все с меньших ее областей и сосредотачивающиеся, в конце концов, в одной двигательной области. Исходя из этого, в целом ряде экспериментальных исследований в коре полушарий искусственно создавался очаг повышенной возбудимости путем приложения к двигательной ее области слабого постоянного тока. Такая поляризация анодом коркового представительства одной из лап животного приводила к тому, что разные афферентные раздражители (свет, звук) вызывали двигательную реакцию соответствующей конечности животного. Оказалось далее, что такую доминанту можно перевести в закрепленную временную связь, если на фоне пульсирующего постоянного тока, подводимого к двигательному пункту коры и не вызывавшему никакой двигательной реакции, применять афферентные раздражения через постоянные интервалы времени (1 минута). В этих условиях образуется реакция на время, выражающаяся в том, что если очередное афферентное раздражение пропускается, то в это время происходят движения данной конечности (В. С. Русинов, 1961; Л. А. Новикова и соавторы, 1952; Т. Б. Швец, 1960; Р. А. Павлыгина и Р. А. Позднякова, 1960).

Однако, как установили эксперименты Морелла (1961, 1962), подтвердившего факты В. С. Русинова, при корковой доминанте образующиеся связи могут быть не только межкорковыми. Осуществляя отведение потенциалов от отдельных клеточных единиц двигательных потенциалов от отдельных клеточных единиц двигательной области коры, находящейся под воздействием анодной поляризации, автор отметил при афферентных раздражениях в клеточных всплесках два компонента, имеющих разные латентные периоды. Производя далее субпиальный разрез коры вокруг области расположения поляризующего и отводящего электродов, отсекая таким образом все транскортикальные связи этого участка, но сохраняя подкорковые связи, было отмечено исчезновение ответа с удлиненным латентным периодом. В то время как при подрезке коры под этой областью, т. е. при нарушении связи с подкоркой и сохранении кортикальных связей, исчезал компонент с



укороченным латентным периодом. Таким образом, можно было заключить, что доминантный очаг, вызванный в коре полушарий, привлекает к себе возбуждение как из других пунктов коры, так и из подкорковых образований. Между прочим, временная связь с участием подкорки была обнаружена и В. С. Русиновым (1961) тогда, когда при поляризации анодом гипоталамуса применение афферентных раздражений давало вегетативные, характерные для раздражения гипоталамуса реакции.

В. В. Артемьев и Н. И. Безладнова (1952), В. В. Артемьев (1957) регистрировали вызванные потенциалы в коре полушарий собак при образовании условного оборонительного рефлекса на звук. Авторы обнаружили, что в процессе его образования в двигательной области коры появляются «первичные» электрические ответы во время действия условного раздражителя, которые ранее возникали только в слуховой области. Это явление представляется возможным трактовать как результат установления корковой временной связи между двумя ее областями. Однако и здесь следует заметить, что временная связь, очевидно, не являлась чисто корковой, поскольку в некоторых наблюдениях латентный период вызванного ответа в двигательной области был короче такого в слуховой области, что может быть только в том случае, если импульсы в моторную область поступают, проходят минуя слуховую зону, т. е. через подкорковые образования.

На основании исследований электрической активности отдельных слоев коры слуховой и двигательной области при образовании двигательных условных рефлексов на звук М. Я. Рабинович (1958) обосновал вероятный путь замыкания в коре этого рефлекса, который, по его мнению, проходит из клеток III слоя коры слухового анализатора к эфферентному звену рефлекса через звездчатые, короткоаксонные нейроны II слоя двигательной коры. Как отмечает автор, такой вывод согласуется со схемой коркового замыкания, разработанной Г. И. Поляковым (1956) на основании гистологических данных.

**Корково-подкорковое замыкание.** Многие физиологические исследования ведут к признанию существования замыканий условнорефлекторных дуг меж-



ду корой и подкорковыми образованиями, хотя и среди них в чистом виде эти связи обнаруживаются не так часто. Наблюдая изменения и даже выпадение условных рефлексов у собак в старческом возрасте и принимая, что функциональные изменения в связи со старением в первую очередь происходят в подкорке, Н. А. Рожанский (1957) пришел к заключению, что замыкание условных рефлексов может осуществляться между корой и подкоркой. В пользу этой точки зрения, по мнению Н. А. Рожанского, указывают факты, что условные рефлексы в своем проявлении зависят от воздействия на подкорковые механизмы, как, например, при кастрации или во влиянии на условные рефлексы безусловного торможения (гаснущего тормоза), обусловленного деятельностью подкорковых образований (Н. И. Николаева и Н. А. Рожанский, 1936; Н. А. Рожанский, 1940, 1957). Другие данные о корково-подкорковом замыкании были получены в той же лаборатории в опытах с образованием условных рефлексов на обычные раздражения, подкрепляемые электрической стимуляцией различных структур подкорки, которые вызывали двигательные эффекты. Следует заметить, в этих опытах не исключалось и чисто подкорковое замыкание, тем более, что тем же авторам удавалось образовывать рефлексы, когда условным раздражителем являлась прямая электрическая стимуляция подкорки, а безусловным — обычное подкрепление (Н. И. Лагутина, 1949; Н. И. Николаева, 1949; В. Воробьева, 1949).

Факты, показывающие корково-подкорковый путь замыкания условных рефлексов, отчетливо выявляются при разобщении отдельных корковых полей между собой. Первые такие опыты были выполнены Э. А. Асратяном (1937). Разрезая кору полушария между сенсорной, зрительной и слуховой областями у собак, автор установил, что у таких животных возможно вырабатывать как секреторные, так и двигательные условные рефлексы на звуковые, слуховые и тактильные раздражители. Оказалось возможным у таких собак вырабатывать условный рефлекс даже на комплексный раздражитель, действующий своими компонентами на все три разъединенные корковые анализаторы. Интересно отметить, что отдельно взятый компонент этого комплекса не вызывал у таких собак условной реакции.



Очевидно, интеграция этих раздражителей в одно целое осуществлялась на подкорковом уровне.

Аналогичные факты были получены и многими другими авторами. Разобщая разрезами височную и затылочную доли коры, Э. С. Толмасская (1949) наблюдала сохранение слюнных условных рефлексов у собак как на зрительные, так и на слуховые раздражения. При таких же разобщениях коры и подлежащего белого вещества Н. Н. Дзидзишвили и М. А. Нуцубидзе (1955), Б. Н. Клосовский (1956) отмечали сохранение двигательных условных рефлексов. М. М. Хананашвили (1958, 1959) разобщал корковые ассоциативные связи между двигательными и зрительными анализаторами у собак и также отмечал в одних случаях сохранение выработанных как положительных, так и отрицательных условных рефлексов на зрительные раздражения, и в других — возможность их выработки заново. Сохранность сложной двигательной деятельности на зрительные образы после перерыва корковых связей между отдельными корковыми зонами у обезьян наблюдали Лешли (K. Lashley, 1950) и Вейд (H. Wade, 1952). А. С. Батуев (1962) показал, что перерезка корковых ассоциативных связей между передними и задними отделами полушарий у кошек не оказывает существенного влияния на такие двигательные условные рефлексы, как прыжок или переход по перекладине.

Т. А. Меринг (1959), после того как у собак были выработаны условные рефлексы, производила кольцевое отделение коркового слухового анализатора по коре и белому веществу. Во всех случаях она не наблюдала изменений условных рефлексов как на простые, так и на сложные звуковые раздражители. О. С. Адрианов (1959) также осуществлял у собак разобщение кожного и зрительного анализаторов по толще коры и белого вещества. Он установил, что в этом случае не только сохраняются ранее выработанные условные рефлексы на тактильные и зрительные раздражения, но остается и возможность совместной работы разобщенных анализаторов, что было видно из сохранности условных рефлексов на комплексный раздражитель (касалка + фигура).

Все эти факты показывают наличие корково-подкорковых временных связей в условнорефлекторной дея-

тельности животного. Ряд авторов, в частности, Адрианов (1959), М. М. Хананашвили (1958, 1959), Н. Н. Дзидзишвили (1955, 1956), Б. Н. Клосовский (1956), Т. А. Меринг (1959), О. С. Адрианов (1959), А. С. Батуев (1962), К. Лешли (1950), Г. Вейд (1952), Л. С. Гамбарян (1958), И. С. Розента (1935), Л. С. Гамбарян (1958), не препятствовала и двигательных рефлексов. В удалении моторной деятельности сложных актов, одна торные акты, включаются од В таких случаях нет участия в осуществлении коры полушария, что реакция побуждения лишенных неогледует замечать (Л. С. Гамбарян, явно преуменьшает тицированных животных делами мозга могут рованные и довод



тельности животных, хотя трактовка их производится по-разному. Ряд авторов (Э. А. Асратян, 1937; О. С. Адрианов, 1959; М. М. Хананашвили, 1962) полагают, что временная связь между отдельными областями коры после их разобщения не прерывается и осуществляется через подкорковые переключающие системы. Такой путь замыкания теоретически возможен и не может быть исключен, однако в цитированных выше экспериментах очевиден и прямой «вертикальный» путь замыкания, идущий от коры к тем или иным подкорковым эффекторным центрам. Эта точка зрения подкрепляется целым рядом данных.

Н. Н. Дзидзишвили (1956) после выработки у собак ряда двигательных рефлексов разобщал двигательную область коры от слуховой и зрительной. Когда после операции эти рефлексы вновь обнаруживались, у животных полностью удалялась двигательная кора обоих полушарий. При этом оказалось, что наблюдаемые ранее условные рефлексы сохранялись, а новые могли быть легко выработаны. Эти данные подкрепляются и другими многочисленными исследованиями с удалением у животных двигательных областей коры (Э. А. Асратян, 1935; И. С. Розенталь, 1941; К. М. Касьянов, 1955; Л. С. Гамбарян, 1959, и др.), в которых эта операция не препятствовала ни проявлению ранее выработанных двигательных рефлексов, ни образованию новых. При удалении моторной коры становится невозможным осуществление сложных высоко координированных двигательных актов, однако, относительно простые локомоторные акты, включая и побегу к кормушке, могут осуществляться одними подкорковыми механизмами. В таких случаях нет надобности прибегать к допущению участия в осуществлении двигательных реакций удаленной коры полушарий, так как совершенно очевидно, что реакция побегу образуется у животных, полностью лишенных неокортекса.

Следует заметить, что некоторыми исследователями (Л. С. Гамбарян, 1962) роль подкорковых двигательных механизмов в осуществлении локомоторных актов явно преуменьшается. В опытах на полностью декортицированных животных обнаруживается, что этими отделами мозга могут осуществляться весьма координированные и довольно сложные локомоторные акты.



Даже у полностью декортицированных обезьян, как показали эксперименты Травис и Вулси (L. Travis a. C. Woolsey, 1956), наблюдаются такие двигательные процессы, как хождение. Исследования Б. Н. Клосовского (1958) установили, что локомоторные условные рефлексы как на звуковые, так и на зрительные раздражения сохраняются после трансверсального разреза по обоим полушариям, отделяющего зрительный и слуховой анализаторы от двигательного, но они исчезают и более не могут быть выработаны тогда, когда удаляются медиальные, латеро-вентральные и передние ядра зрительных бугров.

Существует попытка объяснить сохранение двигательных условных рефлексов после разобщения отдельных корковых областей, которая якобы не нарушает принципа коркового замыкания. Она основана на имеющихся в литературе сведениях о существовании нисходящих пирамидных двигательных путей, начинающихся от отделов коры и не относящихся к моторной зоне. Согласно этой точке зрения условное замыкание между анализатором и соответствующими корковыми эффекторными клетками может происходить в пределах одной и той же корковой области (Н. Н. Дзидзишвили, 1956; А. Б. Коган, 1961; М. М. Хананашвили, 1962).

Действительно, Лассек (A. Lassek, 1942), Метлер (F. Mettler, 1944) и др. показали, что пирамидный тракт начинается не только от 4-го поля, так как после его удаления сохраняется еще около 60% волокон недегенерированными. Оказалось далее, что теменная область коры снабжает пирамидный тракт целой группой волокон, но после удаления и этой области в пирамидах продолговатого мозга остается еще определенное количество недегенерированных волокон. Пытаясь найти причину этого, Уолберг и Брода (F. Wallberg a. A. Brodal, 1953) установили, что после удаления височных и затылочных областей у кошек также происходит дегенерация части волокон пирамидного тракта. При этом авторы показали непрерывный ход этих волокон от коры полушарий до серого вещества спинного мозга. Таким образом, был сделан вывод о включении в состав пирамидного тракта темпоро- и окципитоспинальных волокон.

О функциональных пределах моторных зон за пределами моторных зон дифференциальными водами вызываются лишь двигательные компоненты от теменной доли. Витальность сенсорной (1944) считает, что хотя эти волевые моторные функции могут быть подобными областями, но функцию иначе. Если и будет гаяться клетки, волевые эффекты там с раздражением достаточных основ лобнорефлекторных коры полушарий. Кора в зависимости афферентных раздражений различной сложности тогда, по крайней мере функций должно альности коры по представляется верным двигательной зуются одинаковые побуждения к кормлению раздражители, то потезы это может тичных двигательных и в слуховой, и в зостанутся и фактически областей с бросанных по всей ток до настоящего всего в этих случаях возбуждения от восприятия афферентным клеткам распространяется



О функциональном значении клеток, расположенных за пределами моторной области и дающих начало эфферентным волокнам пирамидного тракта, пока высказываются лишь догадки. Пил (T. Peele, 1942) рассматривает компонент кортикоспинальных волокон, идущий от теменной доли, как механизм, повышающий чувствительность сенсорных нейронов спинного мозга. Тоуэр (1944) считает, что эти волокна проявляют или очень мало моторных функций, или какие-то неизвестные моторные функции. Уолберг и Бродал (1953) полагают, что хотя эти волокна в функциональном отношении и могут быть подобны тем, которые происходят из моторной области, но имеется возможность трактовать их функцию иначе.

Если и будет доказано, что во всей коре располагаются клетки, возбуждение которых вызывает двигательные эффекты (хотя это и не подтверждается опытами с раздражением), то и в этом случае не появится достаточных оснований для признания замыкания условнорефлекторных связей в ограниченных пределах коры полушарий. Если допустить, что в любом участке коры в зависимости от поступления в нее условных афферентных раздражений могут формироваться различной сложности двигательные условные рефлексy, то тогда, по крайней мере, в отношении двигательных функций должно последовать признание эквипотенциальности коры полушарий, что в настоящее время не представляется вероятным. Если в опытах с разобщением двигательной, слуховой и зрительной коры образуются одинаковые условные моторные акты (например, побежка к кормушке) и на звуковой и на зрительный раздражители, то с точки зрения рассматриваемой гипотезы это может произойти только при наличии идентичных двигательных нервных центров и в моторной, и в слуховой, и в зрительной областях. Необъяснимыми останутся и факты сохранения после разобщения корковых областей секреторных рефлексов, поскольку разбросанных по всей коре секреторных эффекторных клеток до настоящего времени также не найдено. Скорее всего в этих случаях следует предполагать переход возбуждения от воспринимающих клеток коры к каким-то эфферентным клеткам, от которых далее возбуждение распространяется к соответствующим интегрирующим



двигательным или секреторным аппаратам подкорки. Но тогда мы встречаемся уже не с корковой, как считает А. Б. Коган (1961), а корково-подкорковой временной связью.

Наблюдаемые некоторые нарушения двигательной условной деятельности после разобщения моторной области коры полушарий от других ее областей (Н. Н. Дзидзишвили, 1956; М. М. Хапанашвили, 1962, и др.) указывают на значение транскортикальных нервных связей, которые, очевидно, наиболее ярко выявляются при более сложных формах двигательной функции. Об этом говорят, например, опыты Ш. Л. Джалгония и Н. И. Лагутиной (1960), наблюдавших после разобщения двигательной и зрительной коры левого полушария у обезьян нарушение целостной системы цепного двигательного условного рефлекса, совершаемого правой рукой на зрительное раздражение, при сохранении условных движений, направленных к кормушке.

Подкорковое замыкание. Этот путь замыкания условных рефлексов (т. е. замыкание между афферентными и эфферентными образованиями базальных ганглиев и мозгового ствола) филогенетически наиболее старый, он является единственным у животных, не имеющих коры полушарий. С развитием в эволюционном процессе коры полушарий в животном мире появились и более совершенные условные рефлексы, но подкорковый механизм замыкания временных связей не переместился целиком в кору полушарий, продолжая и у высших животных играть существенную, пока еще недостаточно изученную, роль в условнорефлекторной деятельности. Об этом свидетельствует целый ряд фактов, в том числе данные о проявлении условных рефлексов у животных, лишенных коры больших полушарий.

Следует отметить, что приведенные выше материалы с экстирпациями доказывают лишь то, что, безусловно, после удаления коры в подкорковых образованиях животных могут устанавливаться условнорефлекторные связи. Прямого доказательства существования их в деятельности нормальных животных эти факты еще не дают. Их можно интерпретировать как явления, носящие компенсаторный характер. Поэтому представляется важным выяснить, сохраняются ли условнорефлек-

торные реакции  
таковые были в  
целью мы прово

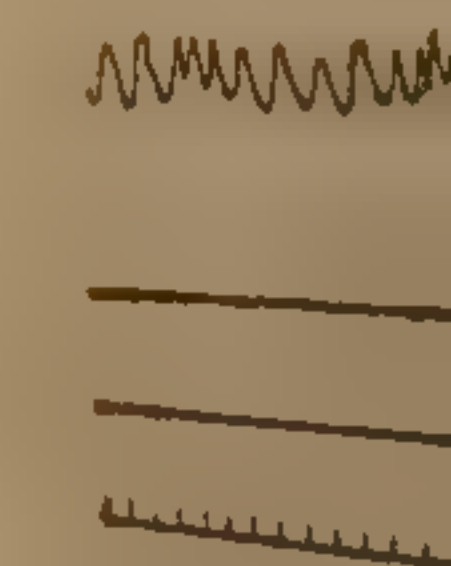
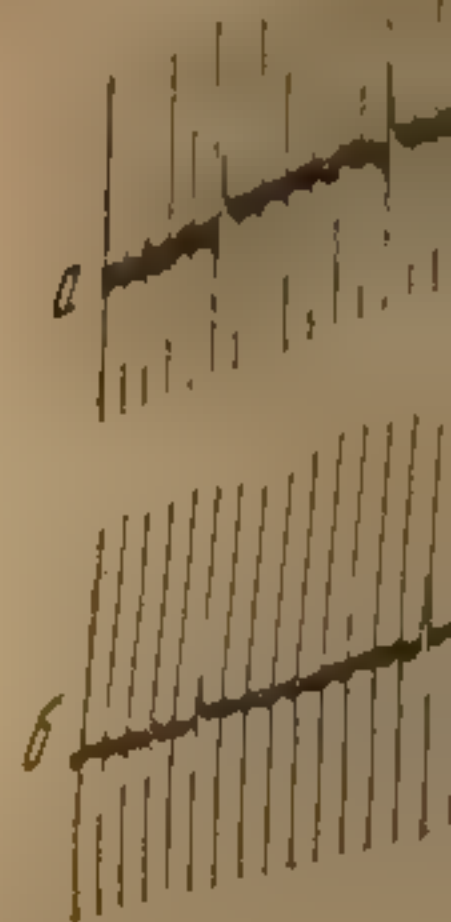


Рис. 41. Сохра  
брадикардии (А  
ной реакции (А  
второго полуша  
26-й день пос

а - исходная эле  
б - во время дейст  
нута). Б - значен  
параллель, без

В. А. Сосенко  
хательные и двиг  
выработанного н  
ного рефлекса у  
этого у них уда  
исследовалась со  
них реакций.



торные реакции у декортицированных животных, если таковые были выработаны у них до экстирпации. С этой целью мы проводили специальные исследования.

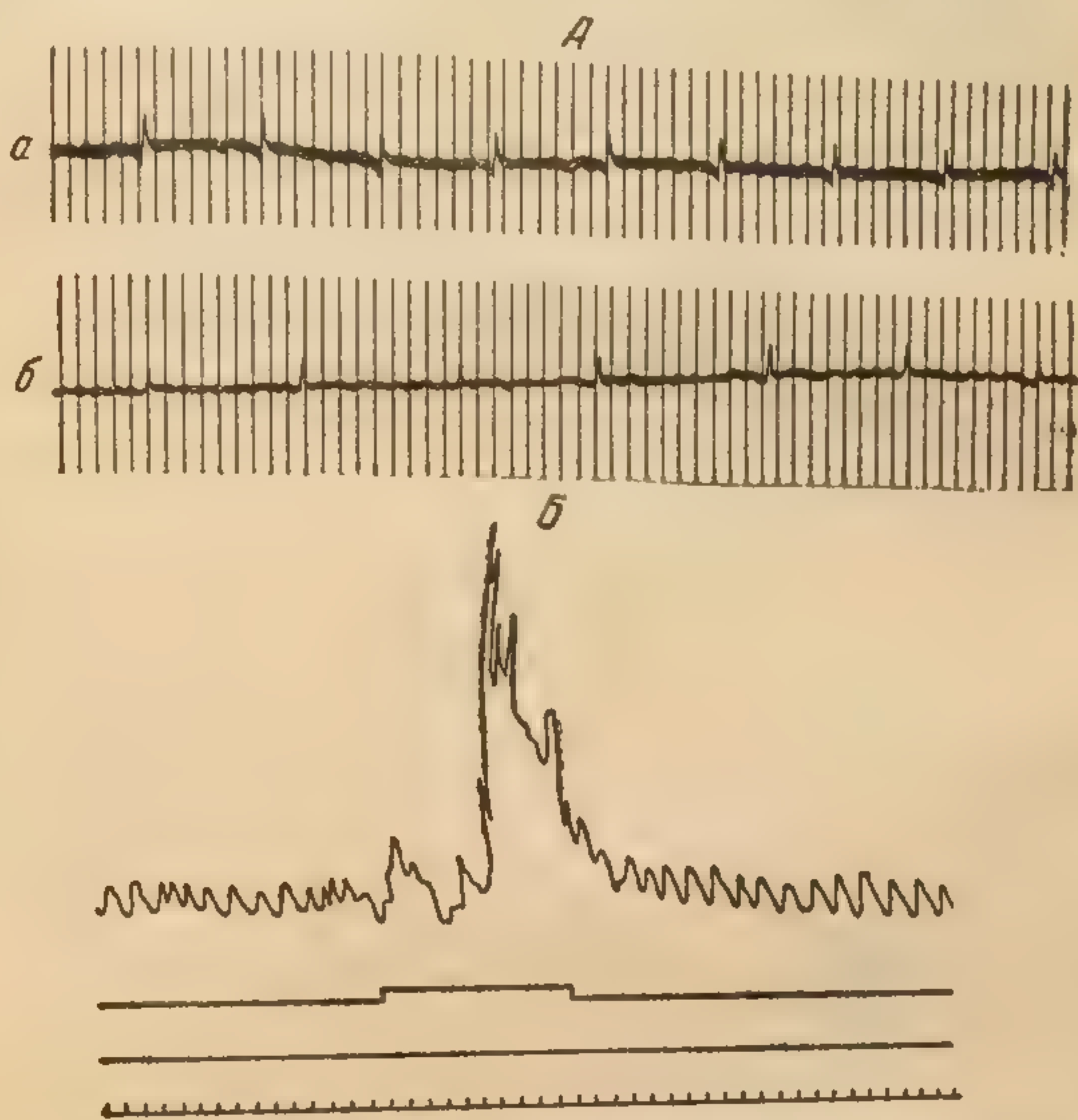


Рис. 44. Сохранение аммиачной условнорефлекторной брадикардии (А), задержки дыхания и общедвигательной реакции (Б) после удаления у кошки № 14 коры второго полушария. Условный раздражитель — тон 1000 гц. 26-й день после окончательной декортикации, первый опыт.

а — исходная электрокардиограмма (179 сокращений в минуту).  
б — во время действия условного сигнала (136 сокращений в минуту). Б — значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель, отметка времени (1 секунда).

В. А. Сосенков (1961) регистрировал сердечные, дыхательные и двигательные компоненты оборонительного, выработанного на аммиак рефлекса и пищевого условного рефлекса у полудекортицированных кошек. После этого у них удалялся неокортекс второго полушария и исследовалась сохранность выработанных ранее условных реакций. Известно, что полудекортицированные



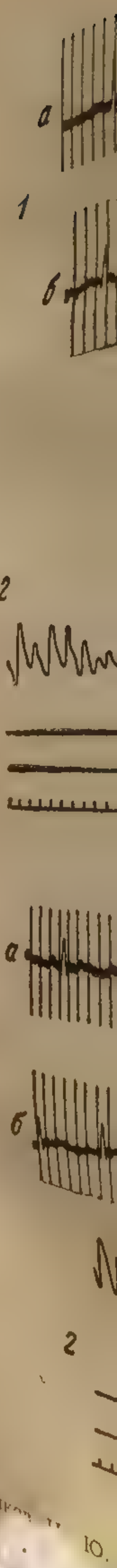
животные заметных отличий от нормы в условнорефлекторной деятельности не проявляют (Г. П. Зеленый и А. Руковятникова, 1925; Н. Ф. Попов, 1953; Бромилей, 1940; Н. Ю. Беленков, 1953; Л. В. Лобанова, 1959), а поэтому с такой оговоркой условно их можно отнести к нормальным.

Опыты были поставлены на трех кошках. У кошки № 18 после удаления коры правого полушария был выработан и укреплен условный рефлекс на тон 1000 гц, который подкреплялся вдыханием паров аммиака. Он выражался в брадикардии, апноэ и общедвигательной реакции. Всего было дано 142 сочетания. После этого животное подверглось удалению коры второго (левого) полушария. Через 25 дней кошка была взята на опыт. Оказалось, что ранее выработанный условный рефлекс на тон сохранился. Первые же изолированные применения этого сигнала вызывали апноэ, заметное замедление сердечной деятельности и интенсивную двигательную реакцию (кошка закрывала глаза, втягивала голову и отдергивалась назад) (рис. 44).

У каждой из двух других кошек (№ 30 и № 36) после односторонней декортикации были выработаны условные рефлексы на два тона (1000 гц и 300 гц), один из которых подкреплялся вдыханием аммиака, другой — пищей. Дифференцированные ответы на эти условные раздражители оказались сохранными и после того, когда у животных была удалена кора второго полушария. Условные раздражения, примененные впервые по прошествии послеоперационного периода, вызывали все характерные признаки как аммиачного, так и пищевого рефлекса (рис. 45). Эти реакции могли

Рис. 45. Сохранение пищевых условнорефлекторных явлений тахикардии, ускорения дыхания и общедвигательной реакции (А) и сохранение условнорефлекторных брадикардии и задержки дыхания (Б) у кошки № 36 при первом применении условных раздражителей (тон 300 гц и тон 1000 гц) через 15 дней после удаления коры второго полушария.

А 1—электрокардиограмма. а—исходная электрокардиограмма (196 сокращений в минуту), б—во время действия условного сигнала тона 300 гц (240 сокращений в минуту). 2—значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель, отметка времени (1 секунда).  
Б 1—электрокардиограмма. а—исходная электрокардиограмма (200 сокращений в минуту), б—во время действия условного сигнала тона 1000 гц (190 сокращений в минуту); 2—значение кривых (сверху вниз): пневмограмма, условный раздражитель, безусловный раздражитель, отметка времени (1 секунда).



Беленков Н. Ю.

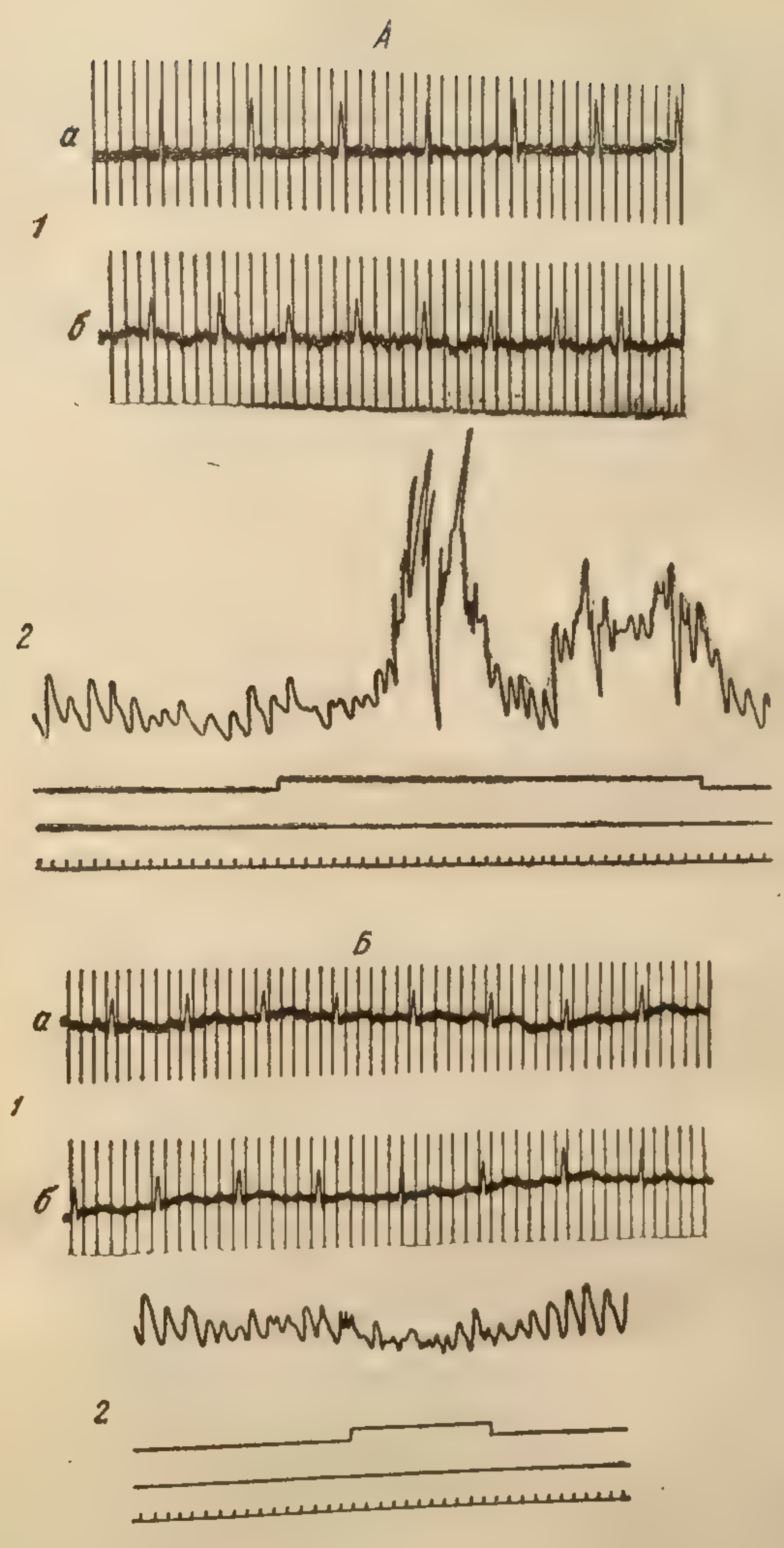


ак. У кошки  
ушария был  
а тон 1000 гц.  
аммиака. Он  
двигательной  
После этого  
ого (левого)  
та на опыт.  
ный рефлекс  
ые примене-  
ое замедле-  
двигатель-  
ягивала го-

30 и № 36)  
ыработаны  
300 гц),  
аммиака,  
ты на эти  
ми и после  
ра второго  
енные впер-  
нода, вызы-  
ачного, так  
кции могли

явлений тахи-  
реакции (А) и  
ержки дыхания  
ых раздражите-  
удаления коры

196 сокращений в  
(240 сокращений в  
ный раздражитель.  
сунда).  
(200 сокращений в  
(190 сокращений в  
ный раздражитель.  
уваз).





быть угашены при отсутствии подкрепления, но на следующий день они сами восстанавливались.

Тот же вопрос: устанавливаются ли временные связи в субкортикальных структурах только у животных, лишенных коры, или они образуются и у нормальных животных, был поставлен перед В. Ю. Добролюбовым и М. Т. Ходебко (1960). Для этого у полудекортицированных кошек вырабатывалась условная побежка к кормушке на звонок. После укрепления этого рефлекса производилось удаление второго полушария. Оказалось, что и в этих случаях у животных сохранялись некоторые элементы условной пищевой реакции, проявлявшиеся в форме обобщенной двигательной пищевой реакции. Образованные ранее специализированные движения в направлении к кормушке после операции исчезали.

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные показывают, что вегетативные условные рефлексы после удаления коры полушарий у животных сохраняются почти без изменений, в то время как соматические в значительной степени теряют свое совершенство и становятся крайне простыми. Однако важно то, что некоторые элементы выработанных у нормальных животных условных рефлексов после декорткации все же остаются. На этом основании можно уже более уверенно заключать, что и у нормальных животных условно-рефлекторные временные связи, в большей или меньшей степени, могут локализоваться в субкортикальных образованиях.

Наряду с исследованием функции подкорки путем лишения животных коры полушарий существуют и другие пути выяснения роли этих образований в осуществлении условных рефлексов. К ним относятся метод субкортикальных разрушений или фармакологических выключений, а также, конечно, электроэнцефалографический метод. М. Ф. Васильев (1949, 1953) после разрушения дорсальных и наружных ядер таламуса у собак отмечал или полное исчезновение условно-рефлекторной деятельности, или ее ослабление. Условные рефлексы при этом становились непостоянными и имели большой латентный период. Б. Н. Кловскому и Н. С. Волжиной (1956) в серии опытов, в которых у щенков производилась возможно полная экстирпация таламуса, не удавалось выработать условный рефлекс на прямую по-

бежку к кормушке. В. Ю. Добролюбов и М. Т. Ходебко (1960) также отмечали, что у нормальных животных после удаления коры полушарий сохранялись некоторые элементы условной пищевой реакции, проявлявшиеся в форме обобщенной двигательной пищевой реакции. Образованные ранее специализированные движения в направлении к кормушке после операции исчезали.

Коротко с содержанием двигательного рефлекса (подкрепления) у животных после удаления коры полушарий. В. Ю. Добролюбов и М. Т. Ходебко (1960) также отмечали, что у нормальных животных после декорткации все же остаются некоторые элементы условных рефлексов. На этом основании можно уже более уверенно заключать, что и у нормальных животных условно-рефлекторные временные связи, в большей или меньшей степени, могут локализоваться в субкортикальных образованиях.

Интересными являются эксперименты с разрушением коры полушарий. При одностороннем удалении коры полушарий у животных сохраняются некоторые элементы условных рефлексов. В. Ю. Добролюбов и М. Т. Ходебко (1960) также отмечали, что у нормальных животных после декорткации все же остаются некоторые элементы условных рефлексов. На этом основании можно уже более уверенно заключать, что и у нормальных животных условно-рефлекторные временные связи, в большей или меньшей степени, могут локализоваться в субкортикальных образованиях.

Таким образом, имеющиеся в нашем распоряжении данные показывают, что вегетативные условные рефлексы после удаления коры полушарий у животных сохраняются почти без изменений, в то время как соматические в значительной степени теряют свое совершенство и становятся крайне простыми. Однако важно то, что некоторые элементы выработанных у нормальных животных условных рефлексов после декорткации все же остаются. На этом основании можно уже более уверенно заключать, что и у нормальных животных условно-рефлекторные временные связи, в большей или меньшей степени, могут локализоваться в субкортикальных образованиях.



бежку к пище, сколько бы ни давалось сочетаний. Влияние повреждения зрительного бугра у собак изучал В. С. Дерябин (1946). Он наблюдал в этих экспериментах определенные изменения в высшей нервной деятельности, выражавшиеся в резком понижении интенсивности процессов условного возбуждения и некотором ослаблении тормозных процессов.

Кнот с соавторами (R. Knott, 1960) исследовали двигательный рефлекс (нажим на рычаг при пищевом подкреплении) у кошек в условиях различных повреждений подкорковых структур. Разрушение дорсо-медиальных ядер таламуса вызывало ухудшение этого навыка, а при более массивных разрушениях таламических образований этот рефлекс исчезал и не восстанавливался. Разрушение хвостатого тела давало лишь временное нарушение.

Интересными представляются и специальные эксперименты с разрушением или удалением хвостатых тел. При односторонних выключениях хвостатого тела или частичных двусторонних повреждениях рефлекс делается нестойкими, выработка их замедляется и т. д. (М. Ф. Васильев, 1953; Н. С. Волжина, 1956; Е. А. Романовская, 1960). При более обширных повреждениях этих образований, по данным Г. А. Васильева (1954), Н. С. Волжиной (1956), выработка двигательных условных рефлексов становится невозможной. С. Солтысик (1960) также отмечал после значительных повреждений хвостатых тел исчезновение выработанных пищевых двигательных рефлексов; однако ему все же удавалось образовывать их заново.

Таким образом, эти материалы показывают, что более или менее ограниченные разрушения подкорковых образований (полосатых тел и таламуса), как правило, не ведут к исчезновению условных рефлексов, и лишь при массивных разрушениях они исчезают. Вместе с тем следует заметить, что оценка фактов, получаемых при разрушениях подкорковых структур, во многих случаях весьма затруднительна, поскольку в этих экспериментах разрушаются не только собственно подкорковые центры, но и проводящие пути к коре полушарий, а также нервные связи между отдельными субкортикальными образованиями.



Временные связи, вырабатываемые при прямом раздражении мозга электрическим током. Определенное значение для изучения структуры условного рефлекса имеют эксперименты с образованием условнорефлекторных временных связей при прямых импульсных раздражениях различных структур головного мозга. Такие эксперименты упрощают сложные нервные процессы, имеющие место в мозгу при обычном условном рефлексе, давая возможность анализировать основные пути его замыкания.

Лоукс (R. Loucks, 1935) сочетал раздражение электрическим током коры полушарий с электрокожным раздражением конечности (безусловное раздражение). Оказалось, что после определенного количества подобных сочетаний, даже меньшего, чем при обычном образовании оборонительного рефлекса, одно электрическое раздражение коры мозга вызывало сгибание лапы животного. В дальнейшем электрический ток, действующий на мозговую ткань как условный раздражитель, был использован В. Я. Кряжевым (1938), Н. И. Лагутиной (1949), Н. И. Николаевой (1949), Доти, Ратледж и Ларсон (R. Doty, L. Rutledge a. R. Larson, 1956). В качестве безусловного раздражителя прямая стимуляция мозга использовалась М. Н. Ливановым и Т. А. Корольковой (1951), Н. И. Лагутиной (1949), Н. И. Николаевой (1949) и др. Местом приложения условных и безусловных электрических раздражений являлась не только кора полушарий, но и подкорковые центры. В этих случаях временные связи также были образованы. Исследования показали, что такие искусственные рефлексy обладают всеми основными свойствами, характерными для классических условных рефлексов.

Доти с сотрудниками (R. Doty a. L. Rutledge, 1959; R. Doty, 1961) обнаружили, что если у животного образован двигательный рефлекс на условную электрическую стимуляцию коры полушарий (или даже на обычное эфферентное раздражение), то этот рефлекс проявляется и при раздражениях других участков коры мозга или подкорковых образований. Доти полагает, что эти факты иллюстрируют значение подкорковых нервных «иерархий», обуславливающих интегрированные движения, начиная со спинномозгового чесательного рефлекса и кончая более сложным пищевым пове-

дением. После того  
сколькo полъзачи  
или вегетативные  
ганизованы в каж  
ся раздражающие  
в этих явлениях  
вующие субкортик  
ния сходна с той, к  
рении корково-подк  
рефлексов.

К. Джурджеа (К.  
П. С. Купалова, а  
вал одновременную  
в качестве как усло  
ния. Ему удалось  
электродами в зрите  
при сочетании эти  
условную двигатель  
при действии тока  
реакция подвергала  
угашению с послед

Изучая пути  
М. Ю. Ульянов (19  
умышленно упрости  
принял попытку вы  
сочетания раздраж  
ных корковых и по  
ром опыте, находясь  
наркозом. Для это  
верстия, через котор  
ского аппарата вво  
рический ток для о  
моугольных импуль  
Стимуляция произ  
автоматического ус  
бьяков, 1961). Втор  
зывавшее движение  
через 5 секунд. И  
ниями равнялся 3  
вергались статисти  
В первом вари  
раздражение двух  
шихся в слуховой



дением. Последнее интегрируется в гипоталамусе. Поскольку нельзя полагать, что различные соматические или вегетативные двигательные реакции могут быть организованы в каждом пункте коры, куда прикладываются раздражающие электроды, естественно считать, что в этих явлениях значительную роль играют соответствующие субкортикальные механизмы. Данная точка зрения сходна с той, которую мы обосновали при рассмотрении корково-подкорковых путей замыкания условных рефлексов.

К. Джурджеа (1952, 1959), работая в лаборатории П. С. Купалова, а затем в Румынии, впервые использовал одновременную электрическую стимуляцию мозга в качестве как условного, так и безусловного раздражения. Ему удалось у собак с хронически вживленными электродами в зрительную и двигательную области коры при сочетании этих двух раздражений вырабатывать условную двигательную реакцию, обнаруживающуюся при действии тока только на зрительную область. Эта реакция подвергалась внешнему торможению, а также угашению с последующим восстановлением.

Изучая пути замыкания условных рефлексов, М. Ю. Ульянов (1960, 1962) по нашему предложению умышленно упростил условия их образования. Он предпринял попытку вырабатывать временные связи путем сочетания раздражений электрическим током различных корковых и подкорковых структур у кошек в остром опыте, находящихся под неглубоким гексеналовым наркозом. Для этого в черепе животных делались отверстия, через которые в мозг с помощью стереотаксического аппарата вводились биполярные электроды. Электрический ток для обоих раздражений имел форму прямоугольных импульсов и подавался с частотой 80 гц. Стимуляция производилась с помощью программного автоматического устройства (М. Ю. Ульянов и Н. М. Кобяков, 1961). Второе «безусловное» раздражение, вызывавшее движение конечности, следовало за первым через 5 секунд. Интервал между отдельными сочетаниями равнялся 3 минутам. Полученные материалы подвергались статистической обработке.

В первом варианте этих опытов, когда сочеталось раздражение двух пунктов коры полушарий, находящихся в слуховой и двигательной областях, довольно



легко (после 18—48 сочетаний) вырабатывалась временная связь, выражавшаяся в двигательной реакции конечности при изолированном «условном» раздражении (рис. 46). Эта временная связь подвергалась угашению путем дачи одной «условной» стимуляции. Угашение достигалось применением от 2 до 9 неподкрепляющих раздражений. После 3—6 новых сочетаний временная связь вновь обнаруживалась. Восстановление уга-

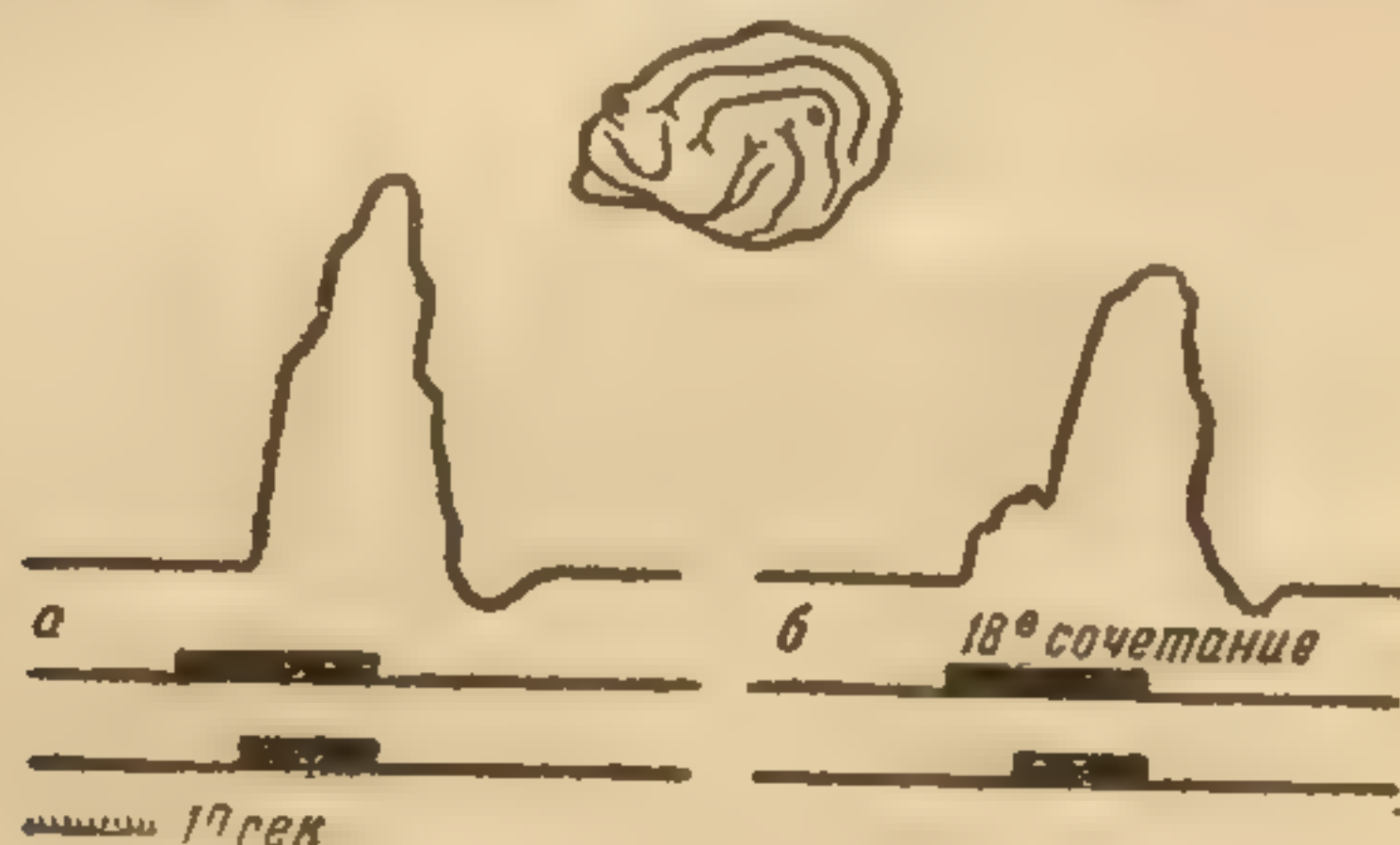


Рис. 46. Временная двигательная связь, выработанная при сочетании раздражений электрическим током двух пунктов коры больших полушарий у кошки.

а—первое сочетание; б—18-е сочетание (видна ответная двигательная реакция при действии условного раздражения). Вверху на схеме мозга расположение электродов: правая точка—условное раздражение, левая—безусловное. Значение кривых (сверху вниз): запись движений конечности, условный раздражитель, безусловный раздражитель.

шенной условной реакции могло быть достигнуто и простым перерывом в опыте на 30—100 минут. Образованные явления сохранялись в течение двух и более часов и имели, таким образом, определенное сходство с условными рефлексам.

В опытах на кроликах было произведено сравнение скорости образования таких временных связей, вырабатываемых в условиях наркоза и без него. Было обнаружено, что у животных под наркозом средняя скорость их выработки значительно меньше (32 сочетания), чем у ненаркотизированных (8 сочетаний). В остальном же (скорость угашения, скорость восстановления) эти временные связи существенных отличий не имели.

Далее оказалось возможным вырабатывать временные связи при сочетании раздражений коры и подкорки. «Условное» раздражение наносилось на височную

область коры — область конечности (рис. 47). Связь

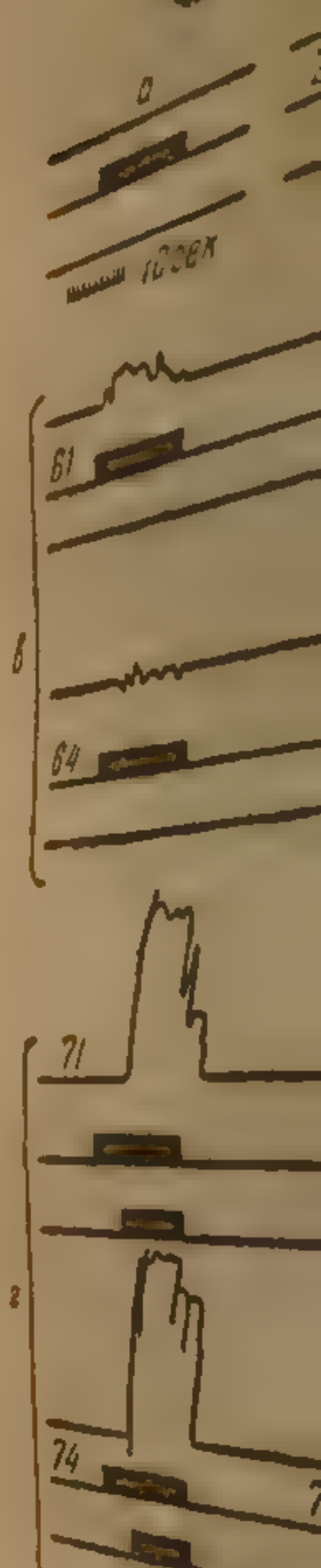


Рис. 47. Временная двигательная связь, выработанная при сочетании раздражений электрическим током коры (условное) и подкорки (безусловное) у кролика. Головка хвостовой ординаты: А—13,5 (условное раздражение) у кролика.

а в начале опыта и изолированного раздражения (2) и в выработанной временной связи (спустя 4 подкрепления) — заметно не отличаются в результате



область коры, «безусловное», вызывавшее движение конечности, — на определенный пункт головки хвостатого тела (рис. 47). Оказалось, что такие временные связи

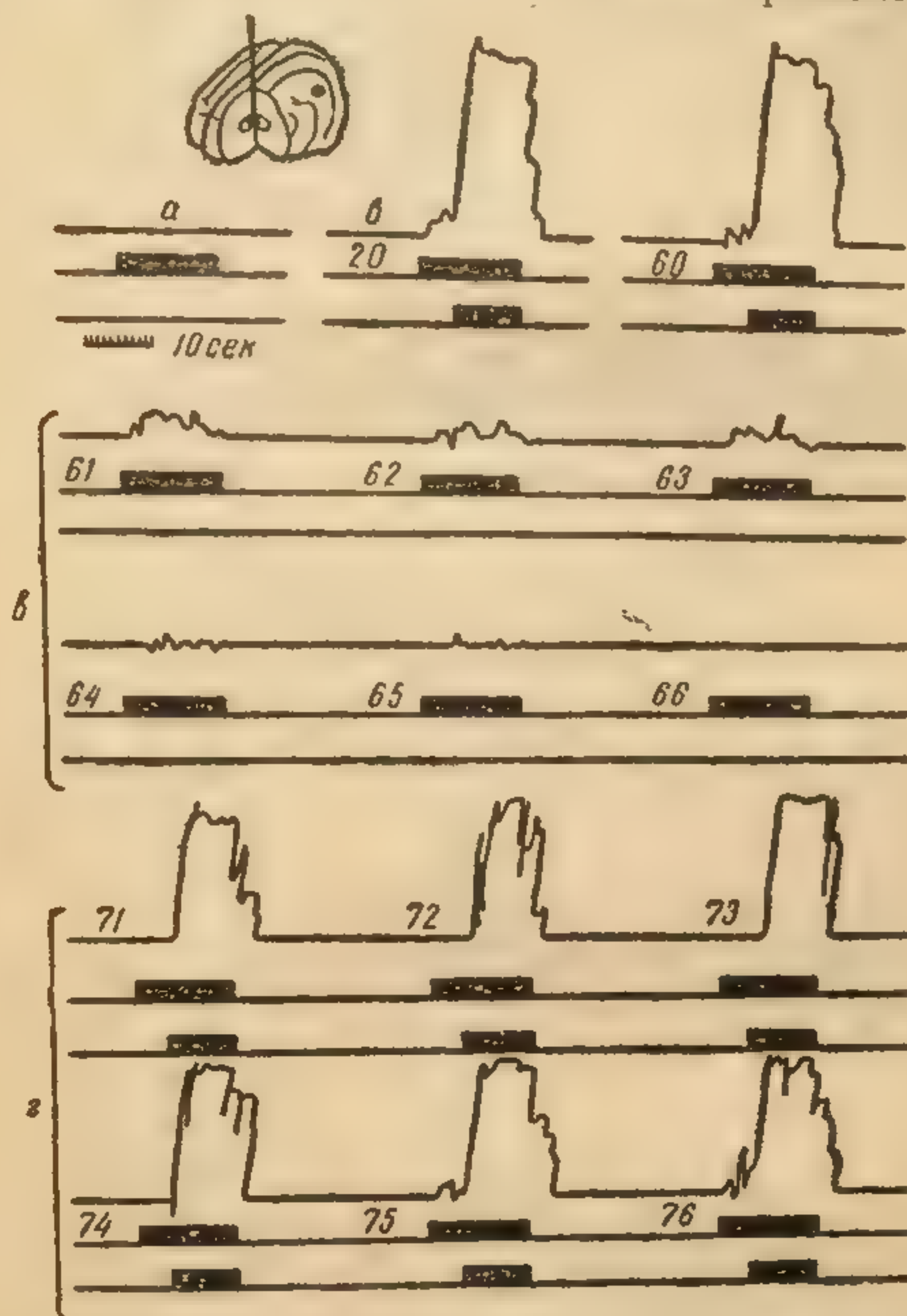


Рис. 47. Временная двигательная связь, выработанная при сочетании раздражений электрическим током коры (условное раздражение) и подкормки (головка хвостатого тела, стереотаксические координаты:  $A=13,5$ ,  $B=6,0$ ,  $C=+8,0$ , безусловное раздражение) у кошки. Значения кривых те же, что на рис. 46.

*а* — в начале опыта изолированное действие условного раздражителя двигательной реакции не вызывает; *б* — наличие временной связи (20-е и 60-е сочетания); *в* — процесс угашения выработанной временной связи; *г* — восстановление временной связи (спустя 4 подкрепления условного сигнала). Остальные обозначения те же, что и на рис. 46.

заметно не отличаются от временных связей, выработанных в результате раздражений двух корковых пунктов.



Наконец в третьем варианте временная связь образовывалась при сочетании стимуляции двух подкорковых пунктов: внутреннего коленчатого тела («условное раздражение») и хвостатого тела («безусловное раздражение»). И в этих случаях условные реакции были образованы (рис. 48). Выработка их происходила быстрее (через 8—24 сочетания), чем при раздражении двух

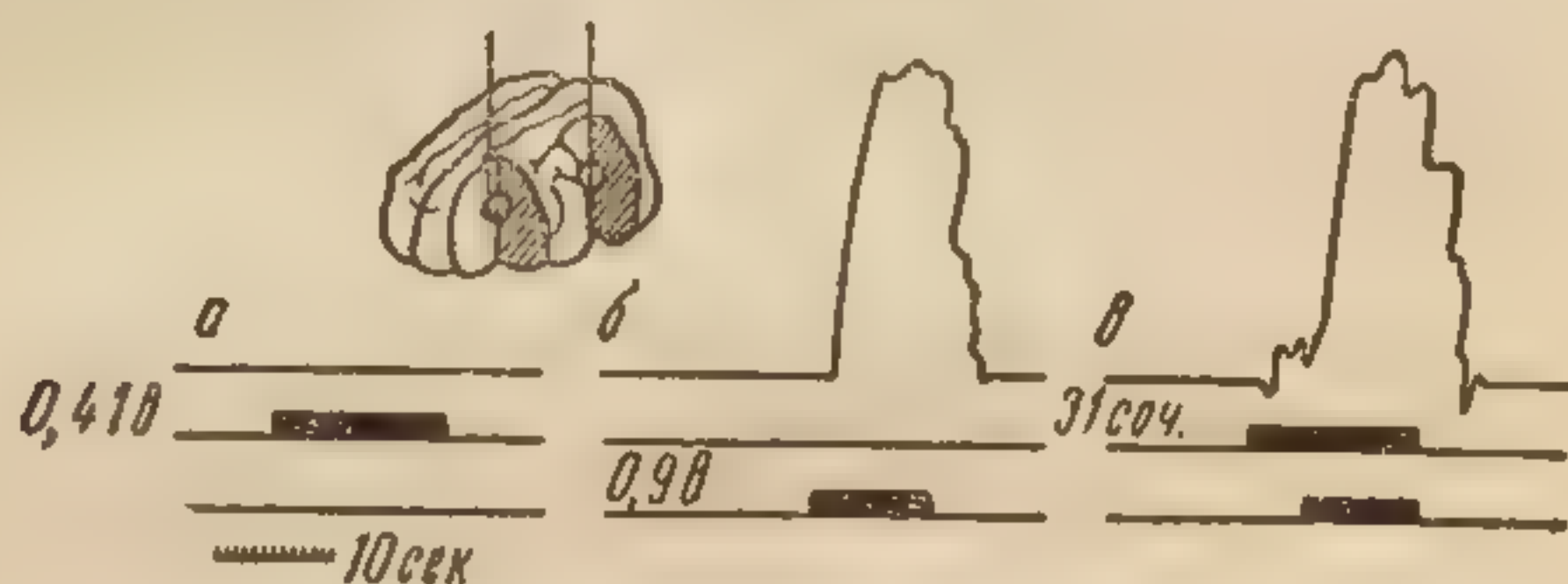


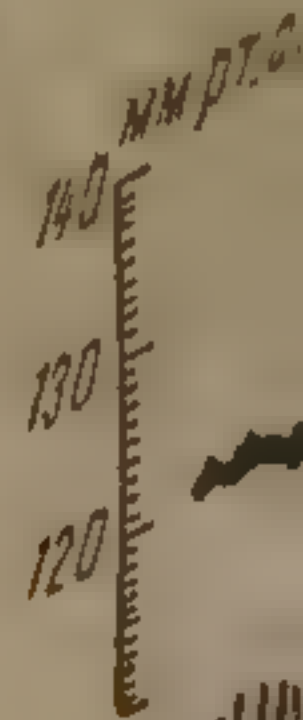
Рис. 48. Временная двигательная связь, выработанная при сочетании электрических раздражений подкорковых образований у кошки. Раздражение внутреннего коленчатого тела (стереотаксические координаты:  $A=6,0$ ,  $B=8,0$ ,  $C=+2,0$ ) — условное раздражение, головки хвостатого тела ( $A=13,5$ ,  $B=6,0$ ,  $C=+8,0$ ) — безусловное раздражение.

*а* — изолированное раздражение внутреннего коленчатого тела двигательной реакции не вызывает; *б* — ответная реакция при раздражении головки хвостатого тела; *в* — наличие временной связи после 30 сочетаний. Остальные обозначения те же, что и на рис. 46.

корковых пунктов. Угашение же, наоборот, протекало замедленно (15—31 воздействие неподкрепленных раздражений). Этот факт более быстрого становления связи на уровне подкорковых структур согласуется с некоторыми электрофизиологическими данными, речь о которых последует ниже.

В опытах М. Ю. Ульянова (1960) обнаружилось, что при образовании временной связи между двумя корковыми пунктами вегетативные компоненты (артериальное давление и дыхание) условной двигательной реакции отсутствуют, когда же безусловное раздражение наносится на подкорку наряду с условной двигательной реакцией отмечаются и вегетативные компоненты (рис. 49). Этот факт подкрепляет положение о том, что происхождение вегетативных условных рефлексов в большой степени связано с деятельностью подкорковых образований и подтверждает наше предполо-

жение, что и в с  
проявление вегета  
ко от коры полу  
структур.



55с

Рис. 49.  
компонен  
связи, об  
электрич  
ное разд  
и под  
Значение  
ние (в м  
конечности

Далее мы (Н  
произвели анали  
чаемой путем со  
залось, что верт  
белого вещества  
«безусловного»  
ранее образова  
ное к этому ра  
к прекращению  
фикация этих о



жение, что и в обычной условнорефлекторной функции проявление вегетативных компонентов зависит не столько от коры полушарий, сколько от субкортикальных структур.

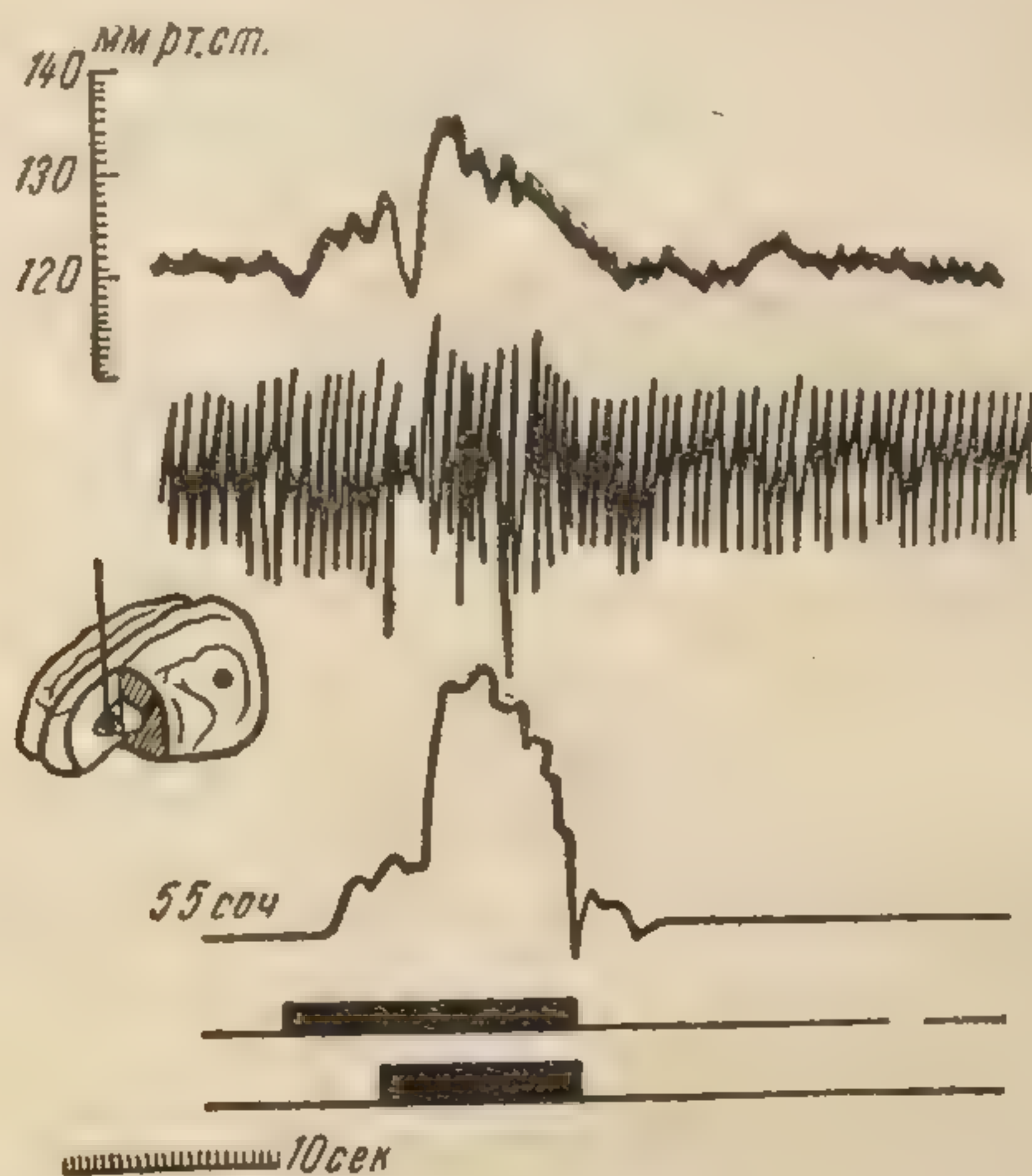


Рис. 49. Наличие условных вегетативных компонентов в двигательной временной связи, образованной в результате сочетаний электрического раздражения коры (условное раздражение показано на схеме точкой) и подкормки (головка хвостатого тела).

Значение кривых (сверху вниз): артериальное давление (в мм рт. ст.), пневмограмма, запись движения конечности, условное раздражение, безусловное раздражение.

Далее мы (Н. Ю. Беленков и М. Ю. Ульянов, 1959) произвели анализ структуры временной связи, получаемой путем сочетания двух корковых пунктов. Оказалось, что вертикальные разрезы серого и подлежащего белого вещества как вокруг пункта «условного», так и «безусловного» раздражения не исключают проявление ранее образованной временной связи. Но дополнительное к этому разрушение головки хвостатого тела ведет к прекращению ее проявления (рис. 50). Другая модификация этих опытов состояла в том, что разрушение



головки хвостатого тела осуществлялось в первый этап. При этом условная реакция не пропадала, зато последующий разрез коры вокруг пункта «условного»

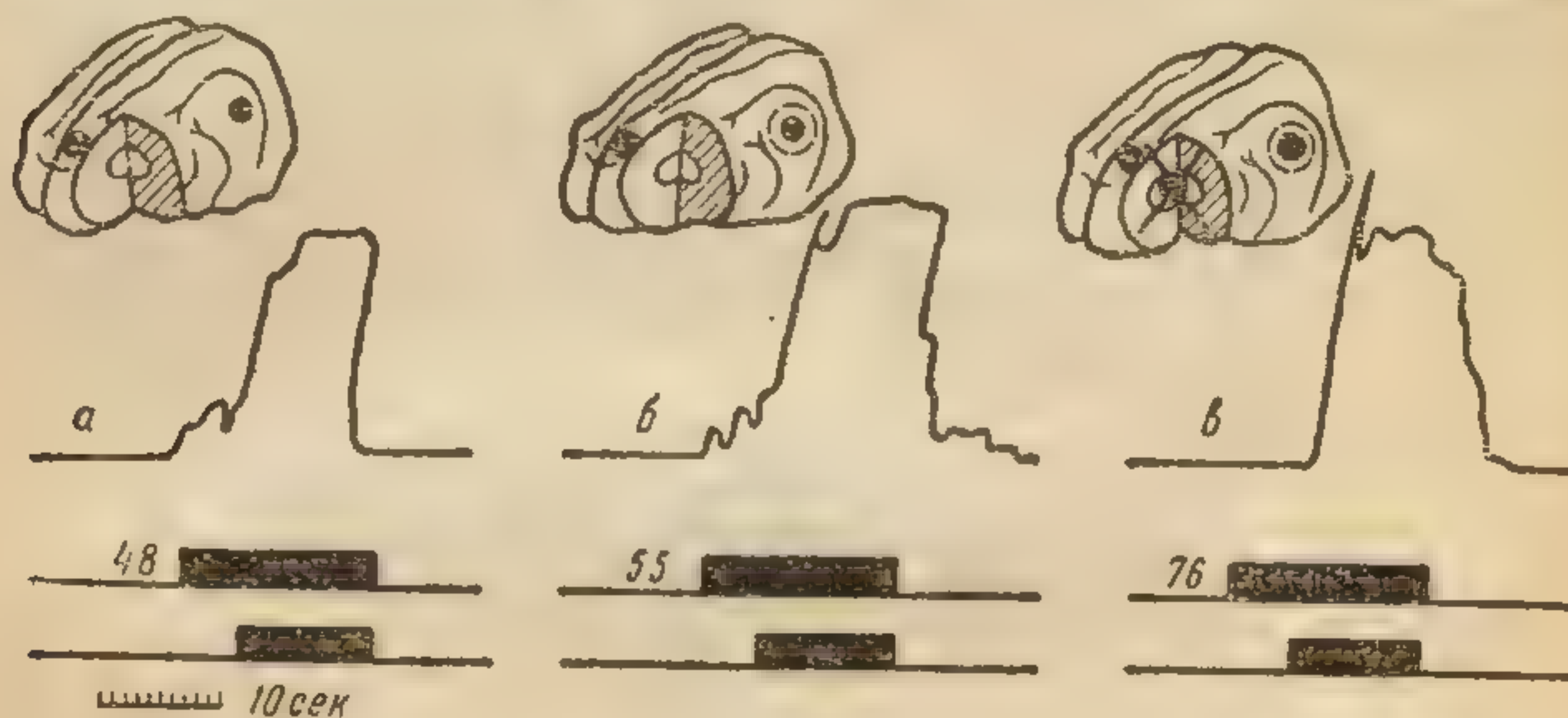


Рис. 50.

*а*—временная двигательная связь, полученная путем сочетания электрического раздражения двух пунктов коры полушария (на схеме обозначено точками); *б*—сохранение временной связи после разреза (на схеме обозначено пунктиром) по коре на глубину 5 мм вокруг пункта условного раздражения; *в*—после дополнительного разрушения головки хвостатого тела временная связь исчезла. Значение кривых (сверху вниз): запись движений конечности, условное раздражение, безусловное раздражение.

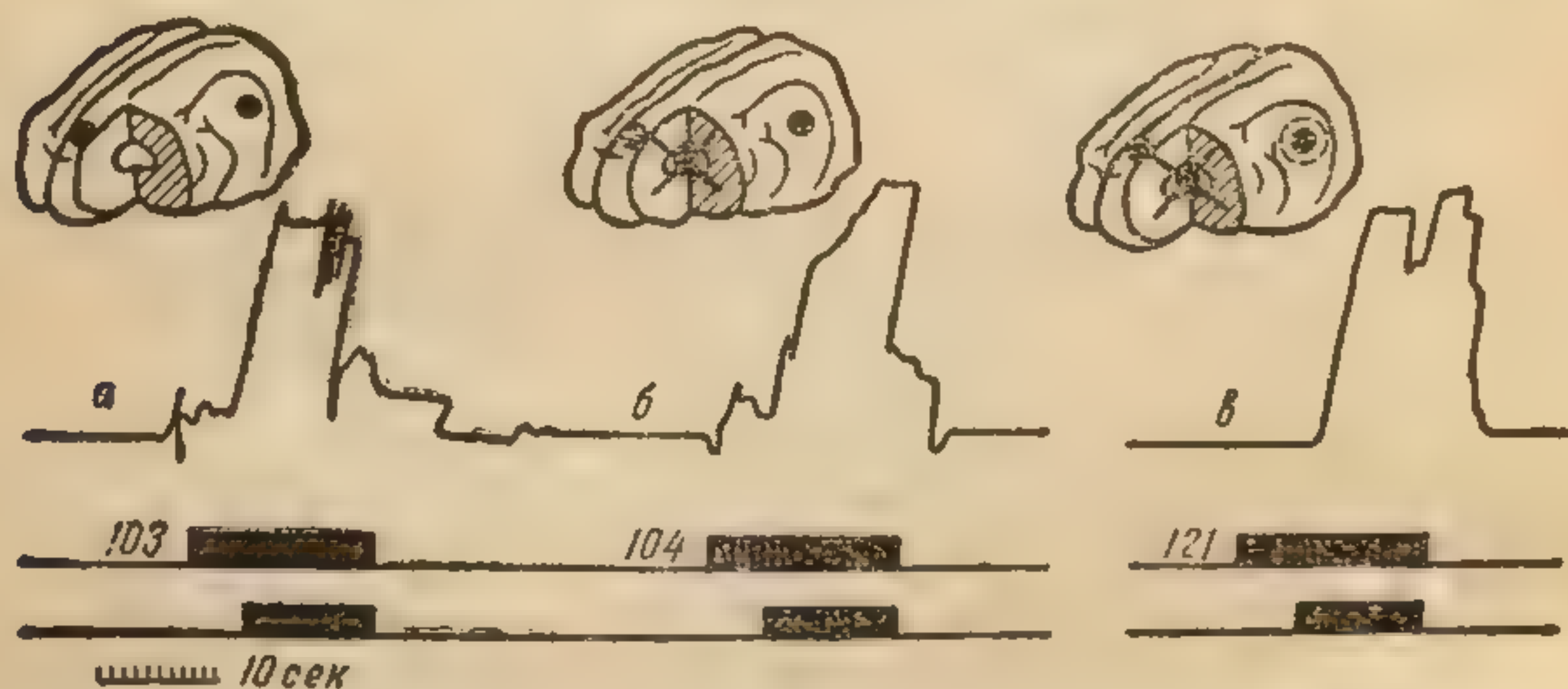


Рис. 51.

*а*—временная связь, полученная путем сочетания электрического раздражения двух пунктов коры полушарий (на схеме обозначено точками); *б*—сохранение временной связи после разрушения головки хвостатого тела; *в*—после дополнительного разреза по коре вокруг пункта условного раздражения временная связь исчезла.

раздражения приводил к исчезновению выработанного эффекта (рис. 51). Таким образом, эти исследования показывают, что даже в сугубо упрощенных экспериментальных условиях временные связи имеют не простую функциональную структуру; они охватывают как

корковые, так и подкорковые, так как в горизонтальном направлении. Полученные соотношения с другими животными. Так, Доти и другие указывают, что в коре рефлексов, по крайней мере, в области, тогда как удалялись. Удаление условного раздражения работанной реакции точка противостоит и Ларсон, 1959. Они показали, что после удаления условного раздражения, если у одного полушария, другому. Секундо электрическое раздражение безусловное раздражение. После обречения коагуляции, однако продолжал раздражения данно. Все приведенные графическую иллюстрируют значительность условных рефлексов, а также замыкания не одного из дования показав различные сенсорные элементы, ретикулярной



корковые, так и подкорковые нервные центры и обусловлены несколькими путями замыкания, идущими как в горизонтальном, так и в вертикальном направлениях.

Полученные в этих опытах материалы в некотором отношении согласуются с экспериментами на хронических животных, произведенных в лаборатории Доти. Так, Доти и Ратледж (R. Doty and L. Rutledge, 1959) указывают, что при выработанных условных двигательных рефлексах на прямое электрическое раздражение коры мозга, подрезки мозгового вещества под раздражаемой областью нарушали действие условной стимуляции, тогда как разрезы коры вокруг нее этого не вызывали. Удаление области коры, на которую падало условное раздражение, не исключало проявления выработанной реакции, если раздражалась симметричная точка противоположного полушария (Доти, Ратледж и Ларсон, 1959). Далее, Доти и Джурджеа (1961) нашли, что после полной перерезки *corpus callosum* условный рефлекс у животных образовывался даже в том случае, если условная стимуляция прикладывалась к одному полушарию, а безусловная — к противоположному. Секундо (G. Secundo, 1959) и др. использовали электрическое раздражение ретикулярной формации как безусловное раздражение для подкрепления звукового тона. После образования рефлекса производилась электрическая коагуляция области безусловного раздражения, однако при этом условный рефлекс не исчезал и тон продолжал вызывать реакцию, типичную для раздражения данной области ретикулярной формации.

Все приведенные здесь данные указывают на топографическую сложность и отнюдь не на прямую линейность условнорефлекторных временных связей. Они иллюстрируют значение в общей архитектуре условного рефлекса не только корковых, но и кортико-субкортикальных, а также собственно подкорковых связей.

Замыкание временных связей на уровне одного нейрона. Микрофизиологические исследования показали, что существуют нервные клетки, воспринимающие импульсы различного происхождения, т. е. принимающие импульсы различного происхождения. Такие поливалентные элементы, на которые конвергируют гетеросенсорные импульсы, обнаружены не только в стволовой ретикулярной системе, но также и в гиппокампе, мин-



далевидных ядрах, полосатом теле, коре больших полушарий [Д. Росси и А. Цанкетти, 1960; Грин и Махне (J. Green a. X. Machne, 1955); Махне и Секундо (X. Machne a. G. Secundo, 1956); Бюзер и Боренштейн (P. Buser et P. Borenstein, 1957) и др.].

А. Фессар (1962) приводит электрофизиологические доказательства того, что у кошек, находящихся под хлоралозовым наркозом, путем сочетанного применения двух раздражений (свет+звук, звук+электрическое раздражение кожи) можно вызвать в поливалентной нервной клетке явления облегчения или торможения. Было обнаружено, что это зависит от временных отношений между двумя стимулами. Автор придает подобным временным связям, возникающим на клеточном уровне, большое значение в механизме выработки условного рефлекса, подчеркивая при этом роль этих явлений в клетках ретикулярной формации. А. Фессар отмечает наличие гетеросенсорных клеток и в коре полушарий; по его мнению, особое значение в условном рефлексе имеют поливалентные элементы, относящиеся к так называемым ассоциативным нейронам, в которых и происходит встреча различных по своему происхождению импульсов.

Вместе с А. Фессаром, А. Гасто и А. Роже (1962) заменяют представление о линейном замыкании условнорефлекторной дуги «точечным» замыканием на уровне нейрона. Авторы полагают, что такой механизм допускает бесконечные комбинации и возможность для безграничного обучения при относительно малом количестве участвующих в этом количестве нейронов.

Хотя в этой гипотезе и предполагается, что нейронное замыкание при осуществлении условного рефлекса происходит одновременно в целой совокупности нервных элементов, она все же не имеет достаточных фактических и теоретических обоснований. При построении ее авторы базируются на явлениях простой суммации облегчения, обнаруживаемых в клетке при сочетанных действиях двух стимулов. Такие явления в макрофизиологии не представляются новыми, но они, как известно, хотя и играют определенную роль в установлении условного рефлекса, все же не могут отразить всех его качеств и свойств.

В ист. ...  
многочисленные ...  
этого трудно понять ...  
исходя из представл ...  
происходящих в ...  
ривая гипотезу А. Гас ...  
(1962) полагает, что ...  
не имеют никакого ст ...  
рефлексов и что их ...  
восприятия некоторых ...  
определяющих такие ...  
как ориентировочная,

## Ретику

Важные открытия, ...  
логии ретикулярной ф ...  
наши представления о ...  
тельности. Однако неп ...  
разования мозга в вы ...  
ных рефлексов изучал ...  
ние стороны ее функ ...  
основания утверждать ...  
мации в этом весьма ...  
Активирующее е ...  
Моруцци и Мэгун (G. ...  
тем Старцл, Тейлор ...  
Н. Magoun, 1951) и ...  
жение ретикулярной ...  
такие же диффузные ...  
зации) в электрическ ...  
как и при различных ...  
дражениях, когда бы ...  
ведет к непрерывном ...  
[Линдслей и др. (D ...  
(G. French a. H. Ма ...  
ретикулярная форма ...  
ным активирующим ...  
делов головного мо ...  
ганглии), обусловли



В истинном условном рефлексе обнаруживается сложный комплекс возникших мозговых связей; это многогранная ответная реакция, состоящая из различных компонентов (соматических, вегетативных), и поэтому трудно понять ее физиологическую организацию, исходя из представлений об элементарных процессах, происходящих в одной или нескольких клетках. Оспаривая гипотезу А. Гасто и А. Фессара, Ю. Конорский (1962) полагает, что, возможно, конвергенционные поля не имеют никакого отношения к замыканию условных рефлексов и что их функциональная роль состоит в восприятии некоторых общих свойств раздражителя, определяющих такие неспециализированные реакции, как ориентировочная, сторожевая и т. д.

### Ретикулярная формация

Важные открытия, сделанные в ходе изучения физиологии ретикулярной формации, во многом расширили наши представления о механизмах высшей нервной деятельности. Однако непосредственная роль сетчатого образования мозга в выработке и осуществлении условных рефлексов изучалась значительно меньше, чем другие стороны ее функции. Тем не менее имеются все основания утверждать, что участие ретикулярной формации в этом весьма значительно.

Активирующее действие. После того, когда Морuzzi и Мэгун (G. Moruzzi a. H. Magoun, 1949), затем Старцл, Тейлор и Мэгун (T. Starzl, C. Taylor a. H. Magoun, 1951) и др. показали, что прямое раздражение ретикулярной формации ствола мозга вызывает такие же диффузные реакции активации (десинхронизации) в электрической деятельности коры полушарий, как и при различных периферических афферентных раздражениях, когда было установлено, что разрушение ее ведет к непрерывному сну или коматозному состоянию [Линдслей и др. (D. Lindsley, 1950), Френч и Мэгун (G. French a. H. Magoun, 1952)], стало очевидным, что ретикулярная формация ствола мозга обладает мощным активирующим действием на функции высших отделов головного мозга (кора полушарий, базальные ганглии), обуславливая бодрствующее состояние орга-



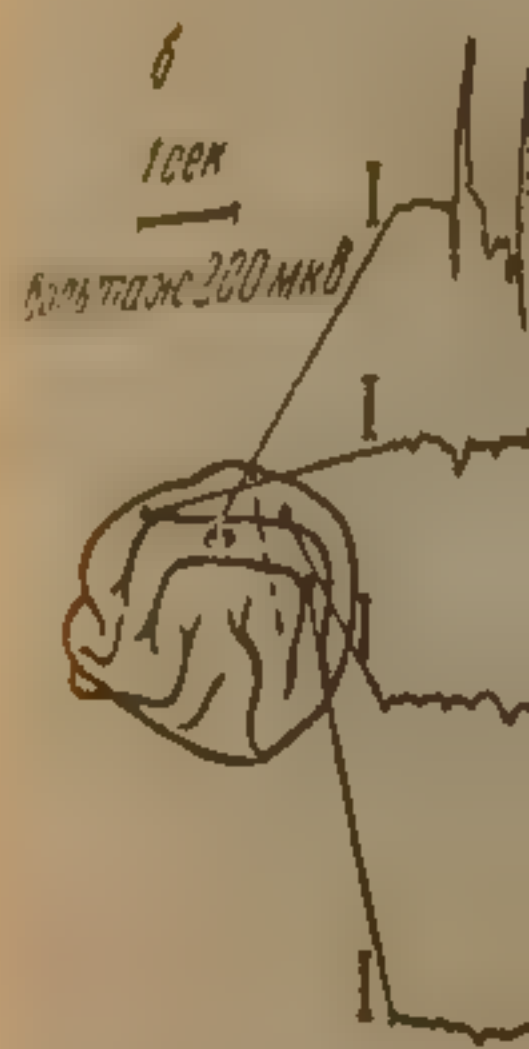
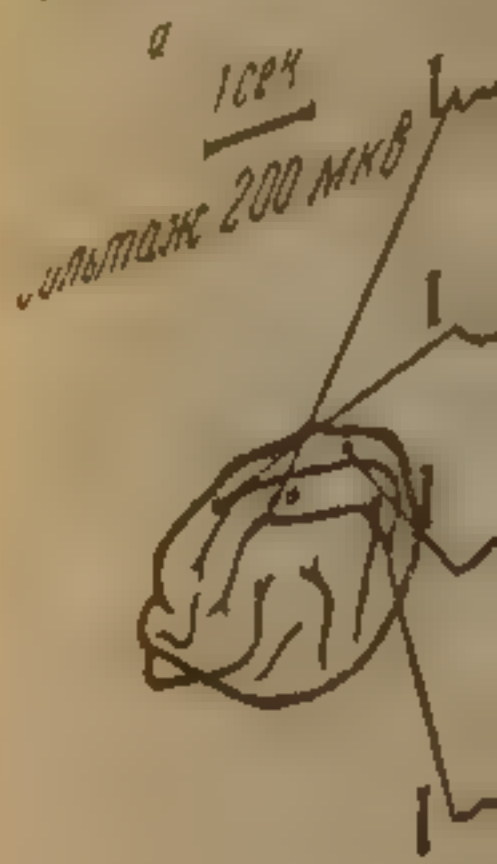
низма и нормальное протекание процессов, относящихся к высшей нервной деятельности.

Эти новые факты позволили более полно представить некоторые механизмы ряда явлений в условнорефлекторной деятельности. Так, например, стало вероятным участие ретикулярной системы в общем тонизировании условнорефлекторных процессов, наблюдаемых при воздействии на организм различных факторов, таких, как световое освещение (П. С. Купалов, 1960; Н. А. Костенецкая, 1960). Расширились представления о механизмах генерализации условных рефлексов, которую стали рассматривать как результат неспецифических влияний, исходящих из ретикулярной формации (П. К. Анохин, 1958, и др.) и т. д.

Но вместе с тем выяснилось и то, что участие ретикулярной формации в явлениях активации, иррадиации и генерализации не исключает других путей осуществления этих процессов. Так, Бремер и Терзуоло (1954), Секундо и др. (1955), Л. Г. Воронин с сотрудниками (1960) показали, что при раздражении различных участков коры полушарий в ней развивается такая же диффузная десинхронизация корковых ритмов, как и при раздражении ретикулярных образований. Правда, имеются основания полагать, что при возникновении возбуждения в коре полушарий импульсация сначала идет в направлении ретикулярной формации, а затем уж от нее происходят корковые генерализованные явления (Бремер и Терцуоло, 1954; П. К. Анохин, 1958; В. Н. Шелихов, 1960). Но проведенные нами исследования (Н. Ю. Беленков и В. Д. Чирков, 1961) показали, что это может быть и следствием распространения возбуждения и по транскортикальным путям.

Сущность результатов, полученных в этих опытах, состояла в том, что если в коре полушарий с помощью локального воздействия на одну из ее областей стрихнина (фильтровальная бумажка, смоченная в 1—2% растворе) вызвать появление иррадиированных по всей ее поверхности эпилептиформных электрических разрядов, то после вертикального разреза коры и подлежащего белого вещества, отделяющего стрихнинизируемую область от остальной коры, эти разряды во всей коре исчезают, за исключением стрихнинизируемой области (рис. 52). В подкорковых образованиях, в том числе и

в ретикулярной  
при этом на  
этих условиях  
шарий. Горн  
стрихниниза



а — распространение  
(место приложения с  
разреза коры, прох  
(линия разреза моз

исключает ра  
сов по всей к  
Далее В.  
влияет ли во  
не коры полу  
ших в нее по  
явления десин  
лушарий. Ог  
кураном нен  
в которых и  
В этих э  
факты. 1. В



в ретикулярной формации, иррадиированные разряды при этом наблюдаются, однако они не поднимаются в этих условиях в восходящем направлении в кору полушарий. Горизонтальная подрезка мозга под участком стрихнинизации, разрывавшая связь его с подкоркой, не

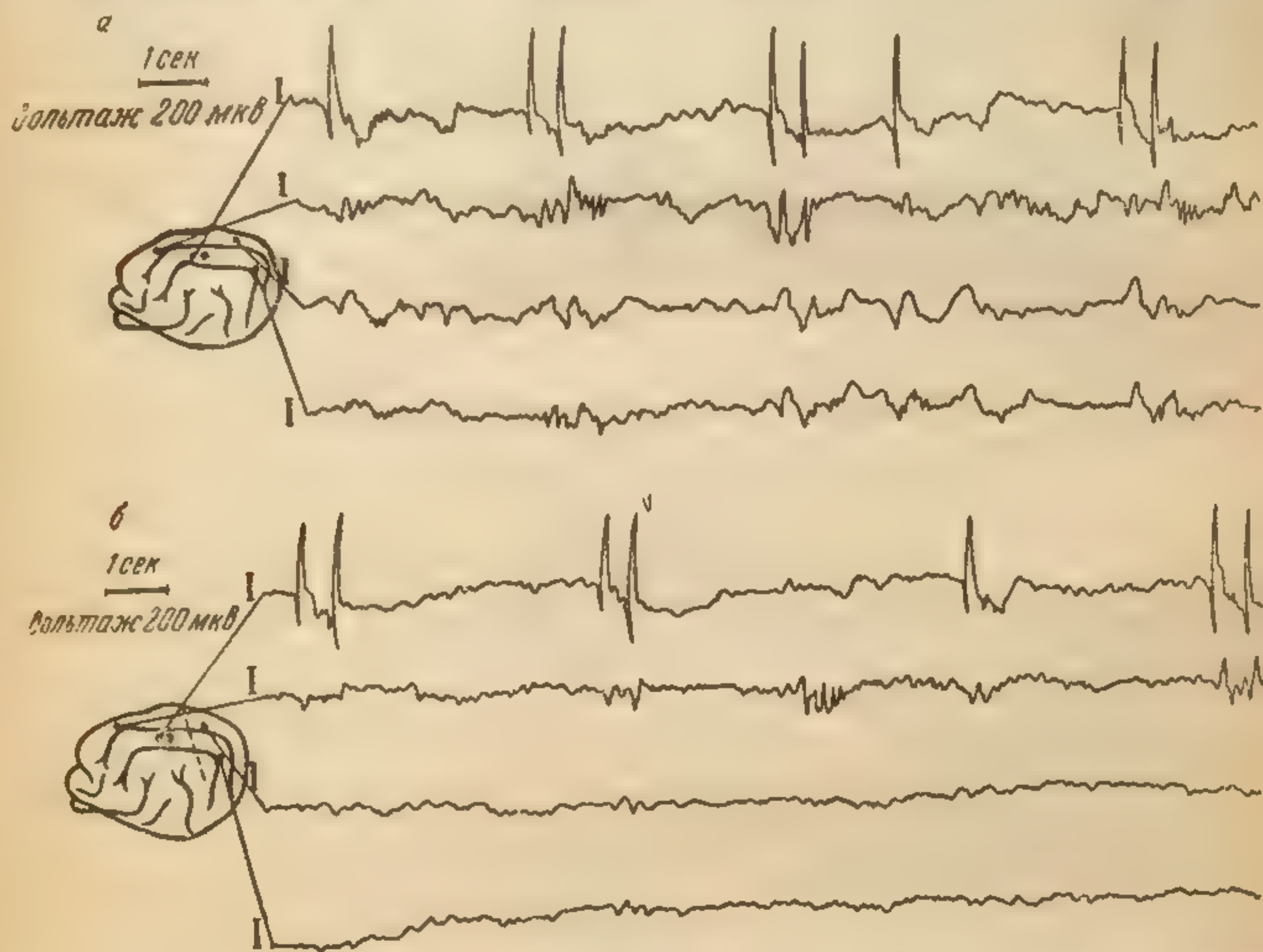


Рис. 52.

а—распространение по коре полушарий пароксизмальных стрихнинных разрядов (место приложения стрихнина обозначено на схеме точкой); б—после вертикального разреза коры, проходящего через все серое и часть подлежащего белого вещества (линия разреза мозга на схеме показана пунктиром). За пределы разреза (затылочная область) разряды не распространяются.

исключает распространение эпилептиформных импульсов по всей коре полушарий (рис. 53).

Далее В. Д. Чирков (1960, 1961) изучал вопрос, влияет ли возбуждение, возникшее в проекционной зоне коры полушарий в результате импульсов, поступивших в нее по специфическим нервным проводникам, на явления десинхронизации в остальных частях коры полушарий. Опыты проводились на обездвиженных прокураном ненаркотизированных кошках и на кроликах, в которых использовалась лишь местная анестезия.

В этих экспериментах были получены следующие факты. 1. Внутривенное введение аминазина (6—8 мг



на кг) снижает процессы десинхронизации электрической активности во всей коре больших полушарий, но не изменяет значительно эти процессы в соответствующ-

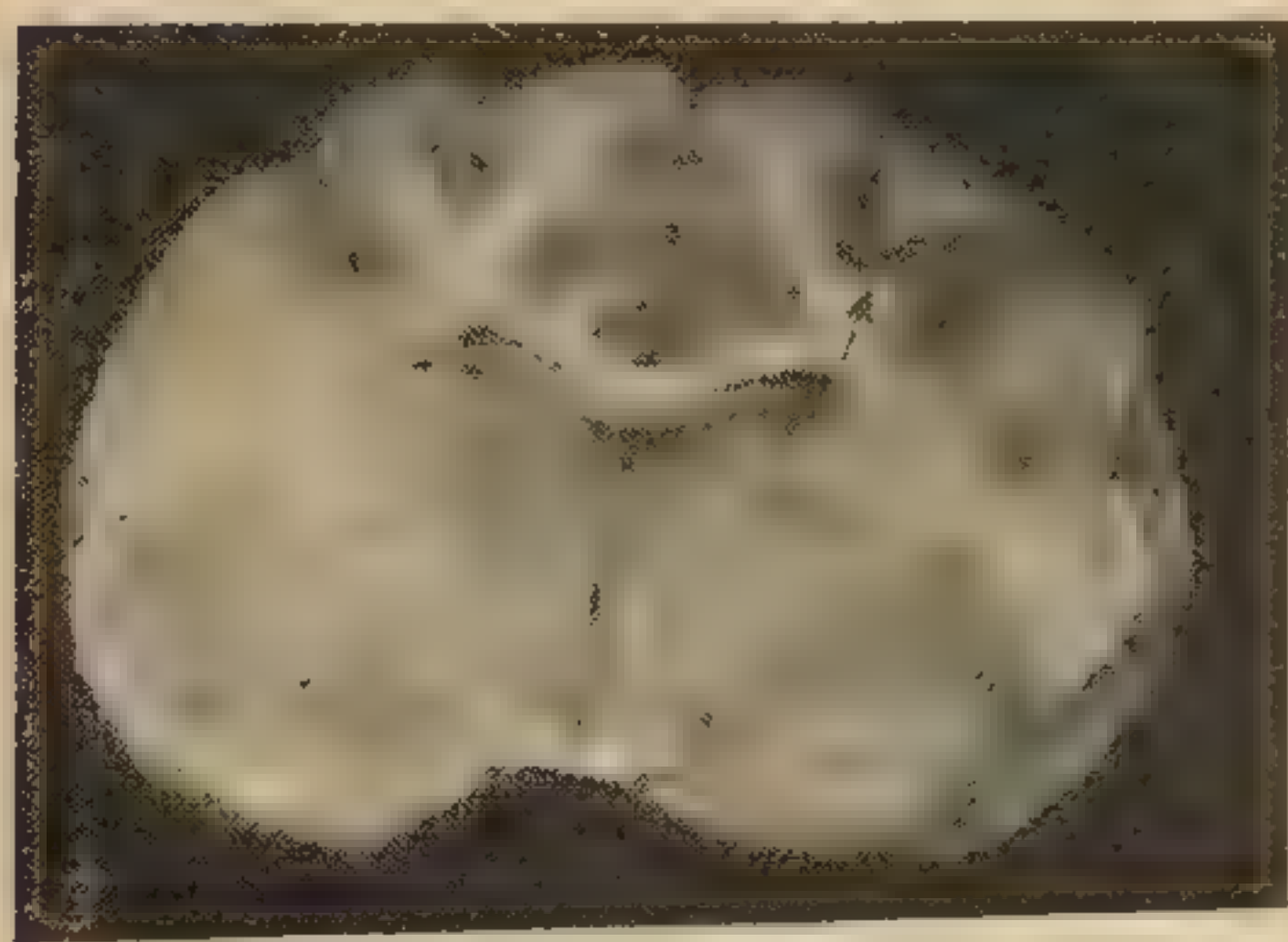
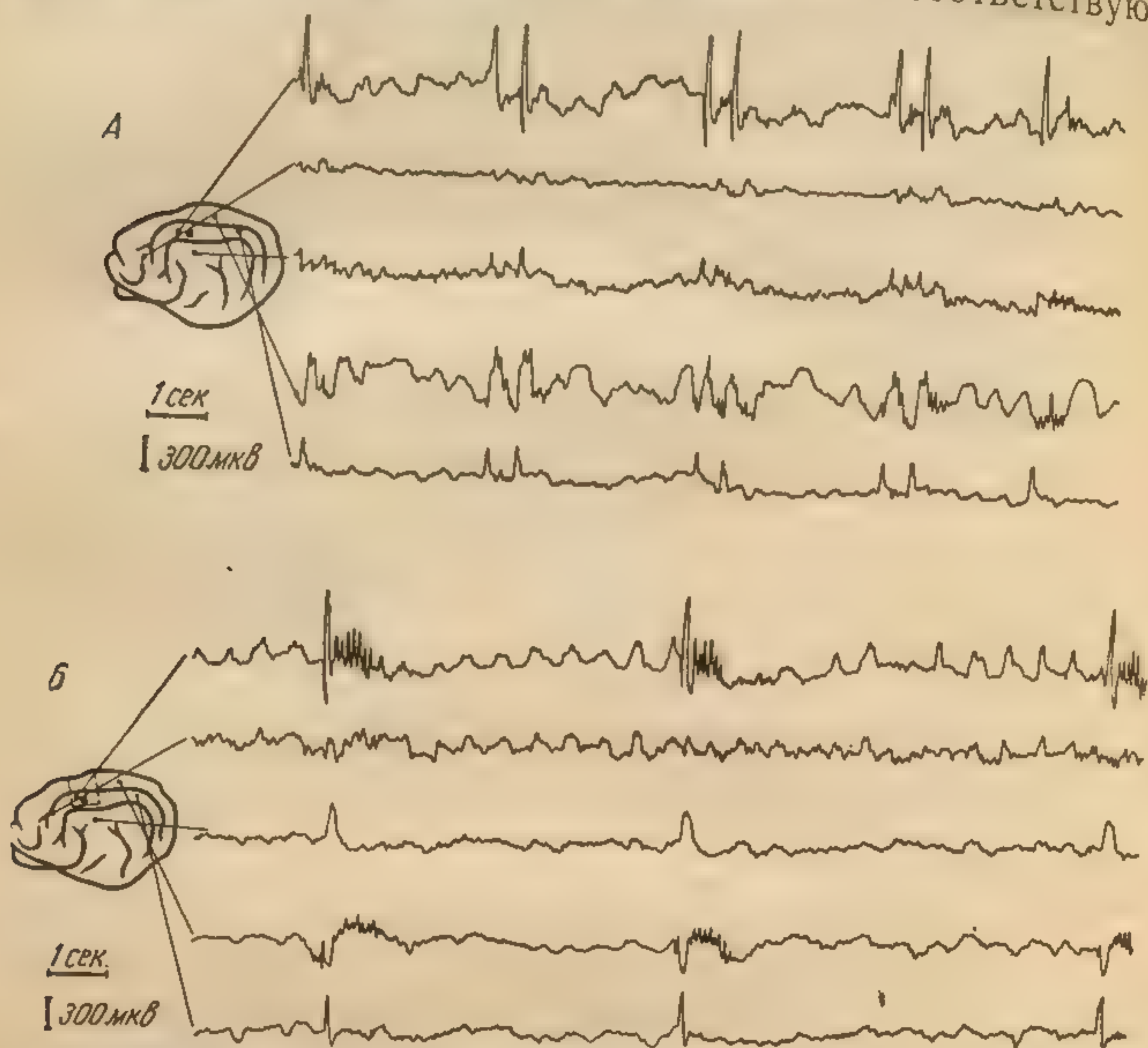


Рис. 53.

А—распространение по коре полушарий пароксизмальных стрихнинных разрядов (место приложения стрихнина обозначено на схеме мозга точкой); Б—после горизонтальной подрезки (показана на схеме мозга) коры под участком стрихнинизации распространение разрядов во все области коры полушарий сохраняется. На срезе мозга (внизу) стрелкой показана линия разреза, отделявшего область стрихнинизации коры от подкорковых образований.

щих проекционных зонах. 2. При разрезах коры и белого вещества, отделяющих проекционную зону (слуховую, зрительную) от остальной коры, десинхронизация

имеет место в областях коры десинхронизация меньшей, но в тем больше, чем проекционной зоне перерезок коры десинхронизация проекционных зон, где в коре больше распространения тиккулярным путям или иной возбуж-

Наши исследования А. Б. вотных с хроническим Он показал, что или зрительной с мых связей дан десинхронизации исчезает лишь п круг участка, п зи. Отсюда ясно тиккулярной форм вирующих влия играют и собствен

Электроф полагают, что р косвенное, но и лению условны жется реальны петальным кол условных, так но развитых м имеются все временных свя

Исследуя структур голо ных рефлексо впервые обна тивности в р ласть) в пр



имеет место как в этой зоне, так и в остальных областях коры полушарий. В большинстве случаев десинхронизация в проекционной зоне остается малоизмененной, но в остальных частях коры ослабевает и тем больше, чем отдаленнее участок коры от данной проекционной зоны. 3. Введение после указанных выше перерезок коры тех же доз аминазина снимает явления десинхронизации во всей коре, за исключением проекционных зон, где десинхронизация остается хорошо выраженной. Эти факты показывают, что явления активации в коре больших полушарий представляют результат распространения возбуждения как по восходящим ретикулярным путям, так и по транскортикальным, от той или иной возбужденной корковой проекции (рис. 54).

Наши исследования находятся в согласии с экспериментами А. Б. Когана (1958), проведенными на животных с хронически вживленными в кору электродами. Он показал, что после подрезки коры под двигательной или зрительной областями, т. е. после прекращения прямых связей данных участков с подкоркой, проявление десинхронизации в этих областях не исключается. Она исчезает лишь после дополнительного разреза коры вокруг участка, пересекающего внутрикортикальные связи. Отсюда ясно, что наряду с определенной ролью ретикулярной формации в осуществлении диффузных активирующих влияний на кору полушарий известную роль играют и собственно кортикальные механизмы.

Электрофизиологические данные. Можно полагать, что ретикулярная формация имеет не только косвенное, но и непосредственное отношение к осуществлению условных рефлексов. Такое предположение кажется реальным, поскольку в эту систему по ретикулопетальным коллатералям поступают импульсы как от условных, так и безусловных сигнализаций. При обильно развитых межклеточных связях, здесь, по-видимому, имеются все условия для установления определенных временных связей между отдельными нейронами.

Исследуя электрические проявления различных структур головного мозга во время образования условных рефлексов у кошек, А. Б. Коган (1949), очевидно, впервые обнаружил изменения биоэлектрической активности в ретикулярной формации (подбугровая область) в процессе образования условного рефлекса.



Более того, А. Б. Коган указывает, что у подопытной кошки эта реакция в ретикулярной формации отмечалась раньше, чем было зарегистрировано появление условной двигательной реакции. Этому факту тогда не было придано большого значения.

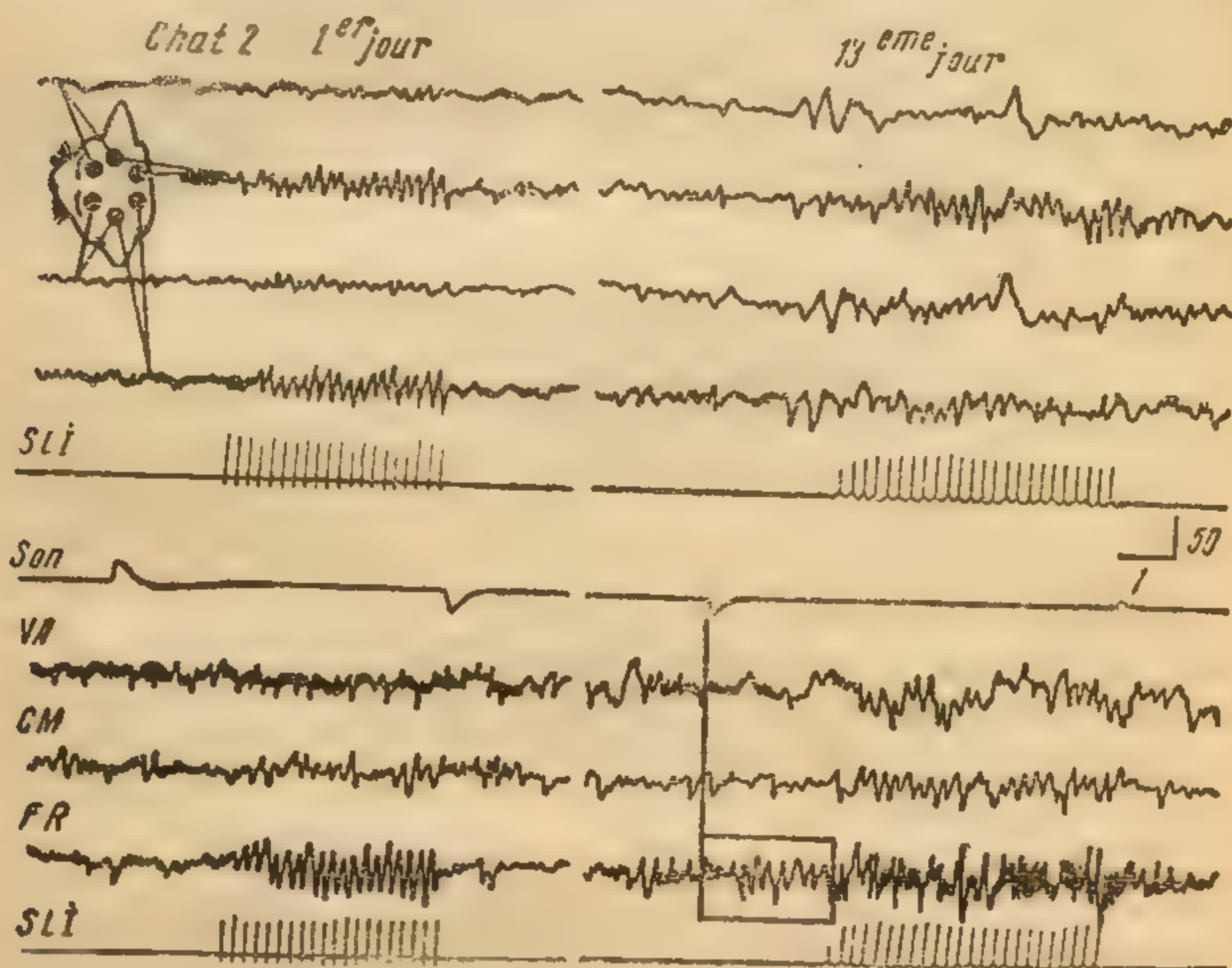


Рис. 55. Записи электрической активности коры полушарий и подкорковых образований кошки, показывающие ответные реакции при сочетании действия тона (*Son*) и прерывистого света (*SLI*).

В первый день опытов (слева) звук без эффекта, безусловное раздражение (свет) вызывает соответствующий ритм в окципитальной части коры и ретикулярной формации. На 13-й день опытов (справа) звук вызывает условный ответ в ритме действия света, который регистрируется только в ретикулярной формации. Первые четыре канала записывают активность из фронто-темпоральной и темпоро-окципитальной областей коры, три нижних — из таламических ядер переднего вентрального (*VA*), центрального медиального (*CM*) и среднемозговой ретикулярной формации (*FR*). (По Йошии, Пруво, Гасто, 1957).

Йошии, Пруво и Гасто (N. Yoshii, P. Pruvot et H. Gasto, 1957) при изучении этого вопроса использовали электроэнцефалографические данные, согласно которым при сочетании звука как условного раздражителя и прерывистого света как безусловного в зрительной области коры полушарий через некоторое время обнаруживается временная связь, выражающаяся в возникновении при действии звука электрических колебаний



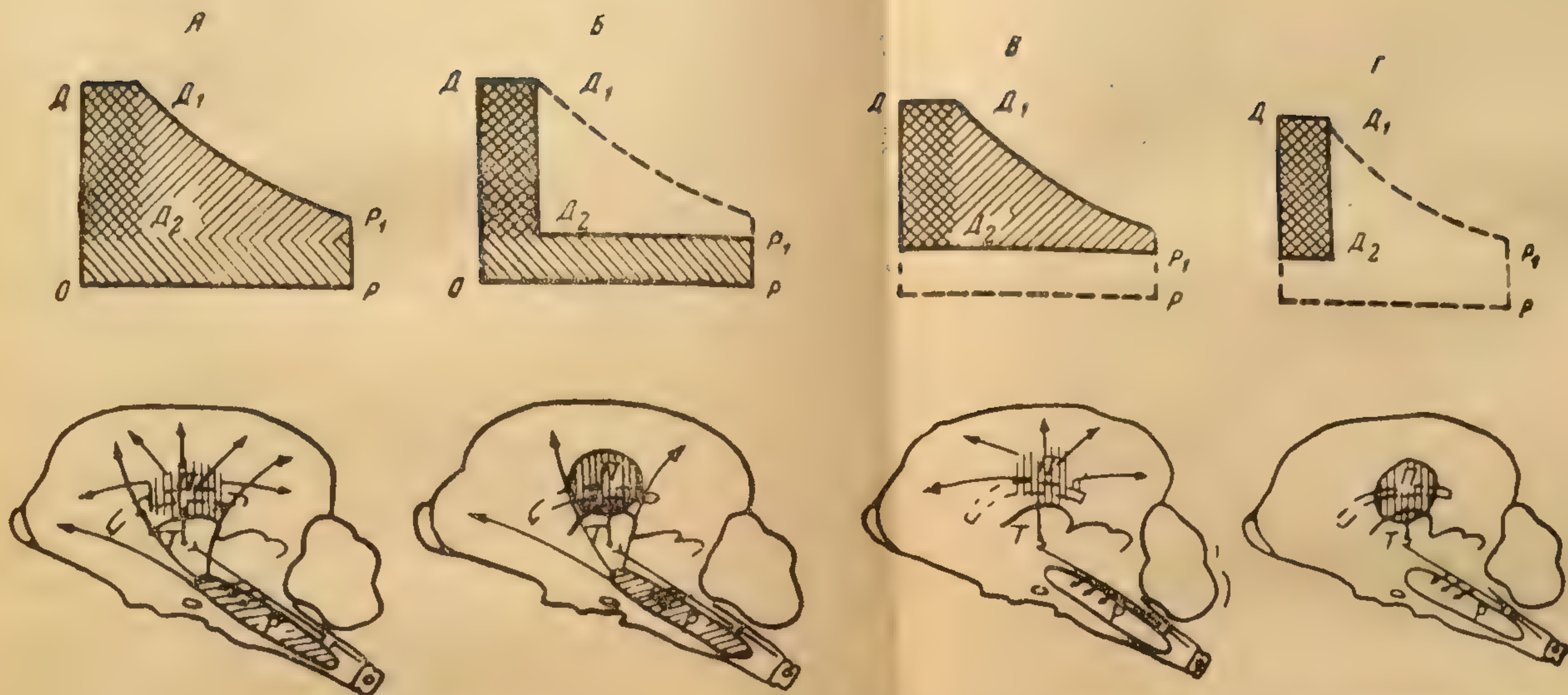


Рис. 54. Механизм генерализованных явлений десинхронизации в коре больших полушарий, наблюдаемых при раздражении периферического конца анализатора (на основании полученных экспериментальных данных).

На графиках по оси абсцисс ( $O-P$ ) обозначается степень удаления участка коры от проекционной зоны коркового конца анализатора, по оси ординат ( $O-D$ ) — уровень явлений десинхронизации. Условные обозначения: перекрещенные линии — десинхронизация проекционной зоны коры, вызванная импульсацией, проходящей по лемнисковым путям, линии сверху слева направо вниз — десинхронизация коры полушарий, вызванная влиянием ретикулярной формации, линии сверху справа налево вниз — десинхронизация коры полушарий, вызванная возбуждением корковой проекционной зоны.

На схемах мозга распространение возбуждения по специфическим и неспецифическим путям обозначено соответствующими стрелками. Произведенные разрезы в коре полушарий показаны сплошной линией. Буквы на схемах мозга обозначают:  $П$  — проекционная область коры,  $Г$  — зрительный бугор,  $Р$  — ретикулярная формация ствола мозга.

При выключении ретикулярной формации последняя на схеме не заштрихована.

**А** — в нормальных условиях возбуждение распространяется по двум системам: 1) по лемнисковым путям к корковому анализатору и отсюда по интракортикальным нервным связям на всю кору больших полушарий (по мере удаления от проекционной области десинхронизация, вызванная ее уменьшается) и 2) возбуждение поступает в ретикулярную формацию по коллатералям и отсюда распространяется диффузно на всю кору больших полушарий. Этот суммарный уровень десинхронизации представлен линией  $ДД_1Р_1Р$ .

**Б** — после вертикального разреза коры, исключающего возможность влияния корковой проекционной зоны на другие ее участки по интракортикальным связям. Десинхронизация наблюдается за пределами разреза, ограничивающего проекционную область. Но в этом случае она уменьшается и зависит только от влияний, исходящих от ретикулярной активирующей системы. В проекционной зоне десинхронизация не изменяется. Уровень десинхронизации в проекционной и непроекционных областях для данного случая показан линией  $ДД_1Д_2Р_1Р$ .

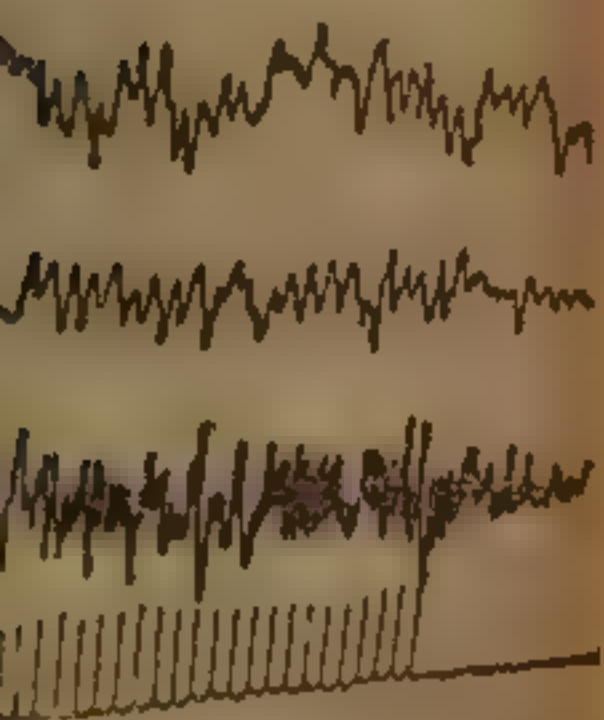
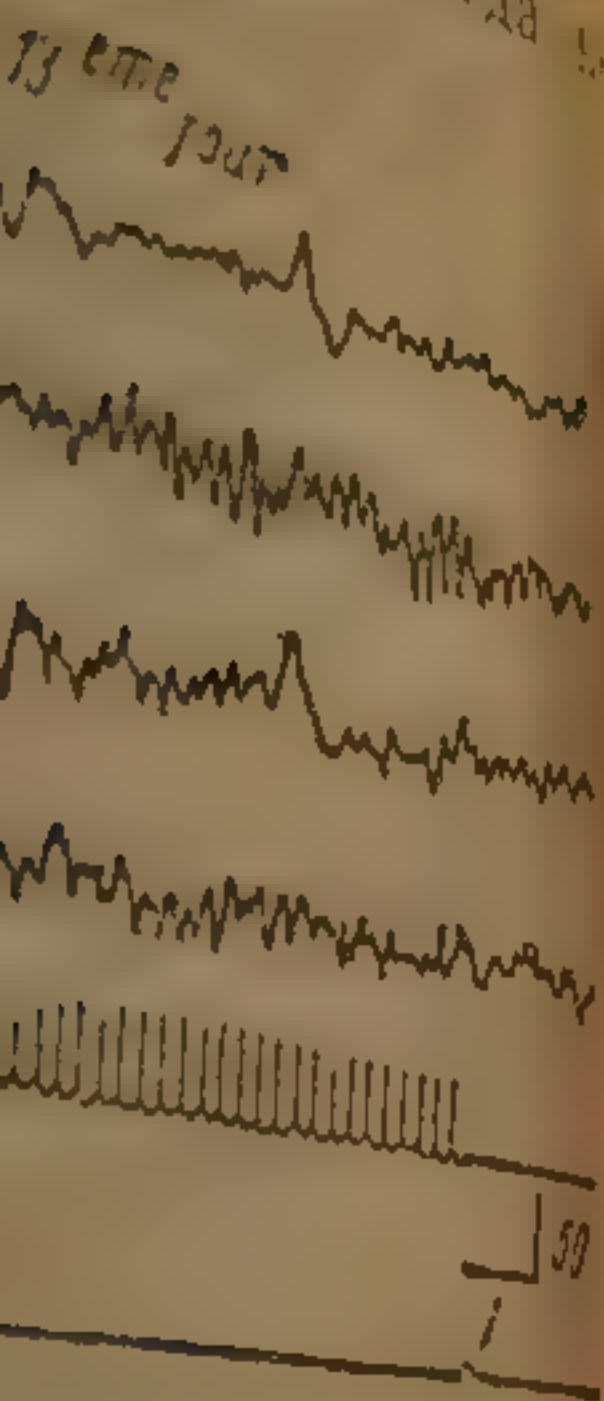
**В** — после внутривенного введения аминазина явления десинхронизации во всех областях коры мозга соответственно уменьшаются вследствие выключения активирующей функции ретикулярной формации. Уровень десинхронизации в этом случае показан линией  $ДД_1Р_1$ .

**Г** — после разреза коры полушарий, отделяющего проекционную зону от остальной коры, и выключения аминазином ретикулярной формации. Явления десинхронизации ослаблены и наблюдаются только в проекционной зоне коркового конца анализатора. Уровень десинхронизации в этом случае выражен линией  $ДД_1Д_2$ .

Из рисунка видно, что явления десинхронизации в коре полушарий в нормальных условиях (**А**) складываются из влияний ретикулярной формации и возбужденной проекционной области анализатора (**Б, В, Г**).



что у подопыт-  
ной формации отмечено  
появление у-  
му факту тогда



ры полушарий и под-  
ответные реакции при  
истого света (SLI).  
условное раздражение (свет)  
и коры и ретикулярной фор-  
ловный ответ в ритме дейст-  
ой формации. Первые четыре  
ой и темноты-окципитальной.  
среднего вентрального (VA).  
тикулярной формации (FR).  
(57).

oshii, P. Pruvot et  
вопроса использо-  
анные, согласно ко-  
овного раздражител-  
которое время обна-  
жающаяся в возник-  
рических колебаний

I  
.  
3  
3  
I  
.  
.  
3  
7  
.  
.  
I



в 2-м (с  
"Жизнелер  
и эти я  
разных  
сделано, ч  
словные  
де всего  
б. в с  
они бле  
р. 55)  
W. Носка  
но специф  
всей энц  
вновь по  
ских тат  
прийти к  
ции в ос  
что усло  
чем в к  
Коне  
условны  
хин (19  
ние дву  
условна  
ситься  
дание  
лексом  
познан  
необхо  
зи, в  
но на  
(т. е. с  
услов  
В п.  
дит н  
о вре  
ного  
О.  
(N. У  
элект  
лении  
рефле  
фрм  
16\*



в ритме безусловного светового раздражения (Моррелл и Джаспер 1956; М. Н. Ливанов, 1940, и др.). Они изучали эти явления не только в коре полушарий, но и в различных подкорковых образованиях. Авторами было найдено, что при образовании такой временной связи «условные» ритмические электрические разряды раньше всего появляются в подкорковых структурах, особенно в среднемозговой ретикулярной формации, где они более постоянны и имеют бóльшую амплитуду (рис. 55). Далее, Йошини и Хокадей (N. Yoshii a. W. Hoskaday, 1958) показали, что выработанная частотно-специфическая условная реакция прекращается во всей энцефалограмме и не может быть выработана вновь после двустороннего разрушения неспецифических таламических ядер. Эти данные позволили авторам прийти к заключению об участии ретикулярной формации в осуществлении условных рефлексов и более того, что условное замыкание в ней устанавливается ранее, чем в коре полушарий.

Конечно, в этих опытах не вырабатывался истинный условный рефлекс, на что обращает внимание П. К. Анохин (1958а), поскольку в них использовалось сочетание двух индифферентных раздражителей и внешняя условная реакция отсутствовала. Но нельзя не согласиться с Д. С. Воронцовым (1960), писавшим, что «придание принципиальной разницы между условным рефлексом и временной связью не может способствовать познанию механизма условного рефлекса, а поэтому необходимо сосредоточить внимание на временной связи, в какой бы форме она не проявлялась». Здесь уместно напомнить, что и И. П. Павлов считал ассоциацию (т. е. связь между индифферентными раздражителями) и условный рефлекс по существу сходными явлениями. В понятие условного рефлекса, по И. П. Павлову, входит не только понятие внешней реакции, но и понятие о временной связи как внутренней сущности его нервного механизма.

Однако в других опытах Йошини с сотрудниками (N. Yoshii, S. Matsumoto, 1958) исследовалась картина электрической деятельности мозга при выработке и проявлении обычных как слюнных, так и двигательных условных рефлексов. И в этих случаях оказалось, что в ретикулярной формации условнорефлекторные сдвиги в электроэнцефа-



лограмме обнаруживаются раньше и более выражено. Далее, Иошии и его сотрудники (1958, 1959) исследовали биоэлектрические явления в связи с развитием в мозгу процессов внутреннего торможения (дифференцировочные, запаздывающие условные рефлексы). Они заключили, что появление в коре полушарий медленных, высокоамплитудных волн связано с понижением электрической активности ретикулярной системы. Наконец, Иошии и Огура (N. Yoshii a. H. Ogura, 1960) изучали электрические разряды отдельных клеток ретикулярной формации в процессе образования условных рефлексов. Производились острые опыты на кошках, находящихся под действием тубокурарина. Условным раздражителем являлся звук гудка, безусловным — вспыхивание лампочки или электрическое раздражение задней конечности. Микроэлектроды (диаметр кончика 12—14  $\mu$ ) вводились в стволовую ретикулярную формацию. Из опытов выяснилось, что 46% исследованных нейронов ретикулярной формации при образовании указанной временной связи начинали реагировать на действие одного условного раздражителя.

Джон и Киллам (E. John, a. K. Killam, 1959) изучали проявление частотных потенциалов, вызываемых в мозгу вспышками света, которые являлись условными сигналами для двигательного оборонительного рефлекса. Регистрируя эти потенциалы в различных структурах мозга, в самом начале выработки рефлекса авторы отметили появление их в классических зрительных путях. Затем электрические ответы перемещались в экстралемнисковую восходящую систему и, наконец, вновь в специфические образования зрительной системы. Подтверждая включение ретикулярной формации в условнорефлекторную деятельность, Джон и Киллам (1960) считают, что, когда ритмическая электрическая деятельность специфической и неспецифической систем согласованы, поведенческая реакция адекватна сигналу, когда же этого нет, то и ответы животных на дифференцировочные сигналы нарушаются.

Исследования Л. Г. Трофимова, Н. Н. Любимова и Т. С. Наумовой (1959), изучавших электрофизиологическое проявление слюнных пищевых и оборонительных двигательных рефлексов у собак на световые и звуковые раздражители, показали, что ретикулярная форма-

ция электрических  
это обнаружива  
условного реф  
недостаточно  
хорошо упрощ  
двигательного  
преимущества  
ковых и под  
(1959), изуча  
образований м  
тельного реф  
сигнала в рет  
ламуса такие  
дались только  
жителя. Боле  
электрическая  
лекса начинал  
мации, а затем  
происходили в  
явилось, что в  
раздражителя  
ретикулярной  
ческих колеба  
Таким обр  
ния показыва  
мозга в усл  
пока еще не с  
явлений, име  
этапах станов  
формация им  
замыкание пр  
еще неспециа  
реакций. Оче  
следующих ст  
так и отрица  
Влияни  
При разруше  
формации пр  
латорной де  
трудниками  
условные реф  
жения у кощ



ция определенно включается в проявление условной электрической реакции мозга. Но наиболее отчетливо это обнаруживается в начальный период становления условного рефлекса (т. е. когда условный рефлекс еще недостаточно специализирован), в то время как при хорошо упроченном рефлексе, как секреторном, так и двигательном, электрические реакции локализуются преимущественно в соответствующих специфических корковых и подкорковых образованиях. А. И. Шумилина (1959), изучая электрическую деятельность различных образований мозга у кроликов при выработке оборонительного рефлекса, отмечала при действии условного сигнала в ретикулярной формации ствола мозга и таламуса такие ответные реакции, которые ранее наблюдались только во время действия безусловного раздражителя. Более того, автор указывает, что условная электрическая реакция мозга в ходе образования рефлекса начиналась обычно сначала в ретикулярной формации, а затем уже изменения электрической активности происходили в сенсомоторной зоне коры. В опытах выявилось, что возникновение здесь при действии условного раздражителя десинхронизации связано с появлением в ретикулярной формации упорядоченного ритма электрических колебаний (5—7 гц).

Таким образом, электрофизиологические исследования показывают участие неспецифических образований мозга в условнорефлекторной деятельности. И хотя пока еще не сложилась вполне ясная картина этих проявлений, имеются основания полагать, что на первых этапах становления условного рефлекса ретикулярная формация имеет особо важное значение, обуславливая замыкание примитивных временных связей и появление еще неспециализированных, генерализованных условных реакций. Очевидно, ее роль не исключается и на последующих стадиях осуществления как положительных, так и отрицательных условных рефлексов.

Влияния разрушений и раздражений. При разрушениях различных образований ретикулярной формации происходят заметные изменения условнорефлекторной деятельности животных. Эрнандес-Пеон с со-трудниками (R. Hernandez-Peon, 1958) образовывали условные рефлексы на зрительные и тактильные раздражения у кошек с фистулой слюнной железы. Эти сиг-



налы подкреплялись ингаляцией эфира. После установления рефлексов производилось электрическое разрушение среднемозговых и таламических неспецифических образований, в размерах не вызывавших коматозное состояние. Оказалось, что у таких бодрствующих животных условные слюнные рефлексы или значительно снижались, или совсем пропадали. Безусловные же рефлексы оставались без изменений. Бек и др. (E. Back и др. 1958), Йошини с сотрудниками (1960), Кардо (K. Cardo, 1960) отмечали исчезновение условных рефлексов после разрушения центрального медиального ядра таламуса. Доти с сотрудниками (1959) у животных с выработанными двигательными условными рефлексами на звук наблюдали восстановление их после разрушения медиальной части среднего мозга. У таких животных удавалось вырабатывать рефлексы заново в тот послеоперационный период, когда в электроэнцефалограмме происходила смена медленных высоковольтных колебаний на частые низковольтные колебания. Полное исчезновение условных рефлексов наблюдалось при одновременном разрушении срединного ядра, поля Фореля, сосцевидных тел и хабеноталамического тракта. Чоу и сотрудники (K. Chow, 1959), Уаррен и Акерт (G. Warren а. K. Akert, 1960) видели относительно небольшие изменения в условных рефлексах после разрушения у них ростральной и дорсо-медиальной части таламуса.

Крейндлер (A. Kreindler, 1960) изучал влияние различных повреждений мозгового ствола на оборонительные и обстановочные условные рефлексы. Автор нашел, что при частичных повреждениях его, когда оставшиеся отделы ретикулярной формации обуславливают еще клиническое и «электроэнцефалографическое» бодрствование, условные рефлексы не исчезают. Однако эти повреждения все же снижают потенциальную работоспособность центральной нервной системы. Сохранение условных рефлексов и наблюдаемые в ряде случаев незначительные изменения в высшей нервной деятельности после повреждений ретикулярной формации Моррел (1961) связывает с морфологическими данными Наута и Куиперса (W. Nauta а. H. Kuypers, 1958) о том, что у задней границы centrum medianum ретикулярная формация разделяется на пути к гипоталамусу, лимби-

ческой систе  
каждый из к  
ре полушари  
Эксперим  
кулярных ст  
лярной форм  
Фустер (G.  
скорость обр  
шается при  
системы. В  
1957); Ингре  
было обнару  
срединных та  
выработки у  
ухудшает да  
Граштина с  
ления можно  
ретикулярно  
дражение эл  
лярной форм  
зить или ус  
дражение д  
только одно  
Л. Г. В  
электроды в  
таламически  
раздражение  
дражением.  
раздражени  
вались усло  
рефлекса н  
такой же э  
стков (как  
тикулярной  
условное р  
формацию,  
зывало ана  
ные показ  
облегчает  
и сама вме  
ние условн  
Используй  
ную выше



ческой системе и таламическим неспецифическим ядрам, каждый из которых имеет отдельное переключение к коре полушарий.

Эксперименты с электрическим раздражением ретикулярных структур также выявляют значение ретикулярной формации для условнорефлекторных процессов. Фустер (G. Fuster, 1958) показал, что эффективность и скорость образования дифференцировок у обезьян улучшается при сопутствующих раздражениях ретикулярной системы. В других исследованиях [Махут (Mahut H., 1957); Ингрэм с сотрудниками (N. Ingram, 1953) и др.] было обнаружено, что раздражение интраламинарных и срединных таламических ядер, производимое у крыс после выработки условнорефлекторных двигательных реакций, ухудшает дальнейшее их проявление. Согласно работе Граштиана с сотрудниками (E. Grastian, 1956) эти явления можно интерпретировать как тормозные влияния ретикулярной формации. Эти авторы нашли, что раздражение электрическим током среднемозговой ретикулярной формации, а также гипоталамуса может тормозить или усиливать условные рефлексы. Однако раздражение данной точки, по их данным, вызывает только однозначную реакцию.

Л. Г. Воронин и Чоу Шао-Чи (1959) вживляли электроды в ретикулярную формацию среднего мозга, таламические ядра и кору полушарий. Электрическое раздражение этих образований являлось условным раздражением. Оно подкреплялось пищей или болевым раздражением конечности. Во всех случаях вырабатывались условные рефлексы. При образовании условного рефлекса на раздражение какого-либо участка коры такой же эффект давало и раздражение других ее участков (как и в опытах Доти, 1961), но стимуляция ретикулярной формации к этому не приводила. Если же условное раздражение наносилось на ретикулярную формацию, то раздражение многих участков коры вызывало аналогичный эффект. Таким образом, и эти данные показывают, что ретикулярная формация не только облегчает или тормозит проявление рефлексов, но может и сама вместе с корой полушарий включаться в замыкание условнорефлекторных дуг.

Используя разработанную М. Ю. Ульяновым описанную выше методику образования элементарных корко-



вых временных связей путем сочетания прямого электрического ее раздражения, Е. К. Ефимова (1960, 1961) исследовала влияние раздражений неспецифических и специфических ядер таламуса на выработку и проявление таких временных связей. Опыты производились на слабо наркотизированных кошках. Для образования временной связи стимулирующие электроды прикладывали к височной области коры («условное» раздражение) и двигательной области («безусловное» раздражение). Раздражение последней вызывало сгибание задней контралатеральной конечности. Раздражение таламических ядер проводилось концентрическими электродами, вводимыми с помощью стереотаксического аппарата. Электрический ток имел форму прямоугольных импульсов, следующих с частотой 80 гц, напряжение колебалось от 0,1 до 1 в, оно не вызывало никаких внешних реакций животного. Стимуляция таламических ядер производилась при каждом сочетании, начиналась в момент включения условного раздражения и заканчивалась с включением безусловного раздражения.

Е. К. Ефимовой удалось показать заметное влияние раздражений таламической неспецифической системы на образование таких временных связей. Оказалось, что если временная связь при сочетании раздражений двух пунктов коры устанавливается в среднем через 15—45 сочетаний, то при попутных стимуляциях ретикулярных образований таламуса, а также заднего гипоталамуса она образуется значительно быстрее — не более чем через 17 сочетаний. В опытах с разрушением медиально-дорсального таламического ядра временные связи не устанавливались, несмотря на то что при выработке их давалось до 100 сочетаний. При разрушении вентро-латерального ядра образование временной связи замедлялось.

Наряду с этим оказалось, что раздражение специфических ядер таламуса (заднее латеральное, вентральное постеро-латеральное) также давало некоторое ускорение установления временной связи, разрушение их в определенной степени замедляло ее образование. Эти факты подтверждают уже сказанное о существовании активирующих влияний, исходящих от специфических образований мозга. Результаты описанных экспериментов сведены в табл. 6 и 7.



Таблица 6

Влияние раздражения подкорковых образований на скорость образования элементарной корковой временной связи  
(описание экспериментов в тексте)

| Раздражаемые структуры                                                                                                         | Количество опытов | Скорость выработки временной связи (количество сочетаний) $M-m$ | Достоверность результатов $P$ |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|-----------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| Медио-дорсальное ядро                                                                                                          | 11                | $9,3 \pm 2,1$                                                   | 0,001                         |
| Вентральное латеральное ядро                                                                                                   | 6                 | $7,5 \pm 1,42$                                                  | 0,001                         |
| Срединное ядро                                                                                                                 | 9                 | $6,5 \pm 1,18$                                                  | 0,001                         |
| Вентро-медиальное ядро                                                                                                         | 6                 | не выработалась                                                 | —                             |
| Задний гипоталамус                                                                                                             | 5                 | $11,3 \pm 1,6$                                                  | 0,001                         |
| Заднее латеральное ядро                                                                                                        | 9                 | $15,2 \pm 3,4$                                                  | 0,001                         |
| Вентральное постеро-латеральное                                                                                                | 5                 | $11,6 \pm 1,9$                                                  | 0,001                         |
| Наружное коленчатое тело                                                                                                       | 4                 | $23 \pm 4,6$                                                    | 0,1                           |
| Скорость образования временной связи в отсутствие раздражения подкорковых структур (по данным М. Ю. Ульянова и Е. К. Ефимовой) | 49                | $32,6 \pm 2,1$                                                  |                               |

Таблица 7

Влияние разрушений подкорковых образований на скорость образования элементарной корковой временной связи  
(описание экспериментов в тексте)

| Локализация разрушения                                                                                                         | Количество опытов | Скорость выработки временной связи (количество сочетаний) $M \pm m$ | Достоверность результатов $P$ |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-------------------|---------------------------------------------------------------------|-------------------------------|
| Медико-дорсальное ядро                                                                                                         | 3                 | Не выработалась                                                     | —                             |
| Вентральное латеральное ядро                                                                                                   | 8                 | $37 \pm 6,9$                                                        | 0,5                           |
| Заднее латеральное ядро                                                                                                        | 8                 | $40,1 \pm 6,2$                                                      | 0,2                           |
| Наружное коленчатое тело                                                                                                       | 6                 | $22,6 \pm 3,5$                                                      | 0,02                          |
| Скорость образования временной связи в отсутствие раздражения подкорковых структур (по данным М. Ю. Ульянова и Е. К. Ефимовой) | 49                | $32,6 \pm 2,1$                                                      |                               |



Таким образом, полученные Е. К. Ефимовой данные показывают заметные влияния неспецифических образований на скорость образования элементарных временных связей. Легче всего понять эти влияния, исходя из известных представлений об активирующих воздействиях неспецифических образований мозга на протекание основных нервных процессов в высших отделах головного мозга. Можно думать, что при образовании новых временных связей эти влияния выражаются в облегчении прокладывания новых путей, ускоряющих, таким образом, выработку условного рефлекса.

В хронических экспериментах на кошках Е. К. Ефимова (1962) изучала влияние двухстороннего разрушения стволовых и межуточных неспецифических образований мозга на пищевые двигательные рефлексы, вырабатываемых на звук. С помощью стереотаксического аппарата разрушались медиально-дорсальное ядро таламуса, задняя часть гипоталамуса и среднемозговые ретикулярные структуры.

Опыты показали, что если локальное разрушение неспецифических ядер как ствола мозга, так и таламуса производилось уже после выработки условных рефлексов, то существенных изменений в поведении животных не наступало. Через 7—10 дней некоторого расстройств, что было связано, по-видимому, с операционной травмой, условные рефлексы и их латентные периоды восстанавливались.

Если же разрушение производилось до образования условных рефлексов, то отклонения от нормы были весьма значительны, особенно тогда, когда разрушалось среднемозговая ретикулярная формация. В этих случаях условные рефлексы вырабатывались с большим трудом и наблюдались существенные нарушения в образовании дифференцировок на разные по тону звуки. В контрольных опытах с разрушением специфических структур межуточного мозга (наружные коленчатые тела) отклонений в скорости выработки как положительных, так и отрицательных рефлексов не было.

Следовательно, и эти хронические эксперименты указывают на определенное значение структур ретикулярной формации в условнорефлекторной деятельности. Интересны факты большего влияния ее на скорость образования условных реакций, чем на проявление уже

выработанный  
ретикулярной  
менных связей  
веденными  
ными.

Если при  
ная система  
рующие влия  
ближайшей п  
нять, почему  
ских структу  
ственным.

Факт сниж  
вотных с нар  
рит о влияни  
Он может бы  
о тонизирую  
мации, а так  
ских исследов  
ступали явлен  
званных отве  
ресные опыты  
(1957). Он по  
совидных пре  
другого с гла  
дражения ре  
уменьшается  
шается латен

Влияет ли  
нии условных  
вируя деятель  
посылает и с  
мнения иссле

Нет основ  
ных образова  
специальной  
водится по л  
ние ретикуляр  
импульсов, и  
афферентных  
мозгу опреде  
шествления т  
В пользу это



выработанных рефлексов. Они говорят об особой роли ретикулярной формации в процессе становления временных связей, что находится в согласии с приведенными выше электрофизиологическими данными.

Если принять во внимание, что стволовая ретикулярная система оказывает более генерализованные активирующие влияния на специфические структуры коры и ближайшей подкорки, чем таламическая, то можно понять, почему в этих опытах разрушение неспецифических структур среднего мозга оказалось более существенным.

Факт снижения дифференцировочной способности животных с нарушенной неспецифической системой говорит о влиянии ее на функцию мозговых анализаторов. Он может быть понят, исходя из общих представлений о тонизирующем действии на мозг ретикулярной формации, а также многочисленных электрофизиологических исследований, в которых при раздражении ее наступали явления облегчения и усиления проявлений вызванных ответов в специфических образованиях. Интересные опыты на обезьянах были проведены Фустером (1957). Он показал, что дифференцирование двух конусовидных предметов (одного с ребристой поверхностью, другого с гладкой) происходит лучше в условиях раздражения ретикулярной формации, так как при этом уменьшается количество ошибочных ответов и уменьшается латентный период рефлексов.

Влияет ли ретикулярная формация при формировании условных рефлексов только неспецифически, активируя деятельность различных отделов мозга, или оно посылает и определенные специфические воздействия, мнения исследователей расходятся.

Нет оснований говорить о проведении от ретикулярных образований в восходящем направлении какой-либо специальной информации, сходной с той, которая проводится по лемнисковому пути. Однако само возбуждение ретикулярных ядер, вызванное поступлением в них импульсов, идущих по коллатералям от специфических афферентных путей, возможно, и создает в головном мозгу определенные доминанты и предпосылки для осуществления тех или иных ответных реакций организма. В пользу этого указывают наблюдения с раздражения-



ми ретикулярной формации, посредством которых можно вызвать различные двигательные эффекты, или, например, данные А. И. Шумилиной (1959), отмечавшей в электрической деятельности ретикулярной формации отличительные особенности при проявлении оборонительных и пищевых рефлексов. Известно, что возбужденное состояние ретикулярной формации сопровождается проявлением в коре диффузной десинхронизации электрической деятельности, однако П. К. Анохин (1958) полагает, что только несовершенство современных методов регистрации биоэлектрических явлений не позволяет выявить специфично-биологические качества влияний ретикулярной формации. В действительности же, по его мнению, ретикулярная формация обладает определенным свойством направлять внешнюю деятельность организма в том или ином специфическом направлении. В пользу этого говорят опыты В. Гавличека (1958), в которых было обнаружено, что аминазин препятствует проявлению как безусловного, так и условного оборонительных рефлексов, в то время как пищевые рефлексы остаются сохранными. Явления десинхронизации в коре при этом отсутствуют, тогда как пищевые сигналы продолжают вызывать десинхронизацию. Однако, согласно представлениям П. К. Анохина (1962), импульсация, проходящая через ретикулярную формацию, сохраняет лишь свою биологическую специфичность, модальность же афферентного импульса при этом теряется.

А. А. Зубков и А. М. Мариц (1960) вживляли электроды в ростральный отдел ретикулярной формации ствола головного мозга. После этого у собак вырабатывался оборонительный электрокожный двигательный рефлекс или пищевой слюнный рефлекс. Оказалось, что раздражение ретикулярной формации вызывало теперь соответственно или оборонительный или пищевой рефлекс (без дачи условного сигнала), но обязательно в той экспериментальной обстановке, в которой были выработаны эти рефлексы. Авторы считают, что активирующее влияние ретикулярной формации не носит никакого специфического характера, и внешнее проявление ее раздражения определяется тем или иным доминантным состоянием. На отсутствие специфических влияний ретикулярной формации указывают и опыты Л. Г. Воронина с сотрудниками (1960). Авторы иссле-

довали на к  
ными цепны  
ния электри  
ции среднего  
виях повыш  
ти животных  
рефлексов, а  
чение.

Таким об  
ли ретику  
деятельности  
последней. Е  
указывающ  
мыкаются о  
общую стру  
Наиболее от  
ции проявля  
ных рефлекс  
раздражител  
реакций, а та  
ки рефлекса  
не обнаружи

Опираясь  
сто и др., 1  
основное зам  
ся в сетевид  
нии в кору  
ствующая пр  
ясняется, в  
коры, наблю  
ных условн  
и осуществл  
ходит в ес  
также, что з  
подкорковых  
взаимосвязь  
сами.

Однако з  
поскольку с  
мации во в  
тельности не  
в высшей н  
рирует актив



довали на кроликах, голубях и черепахах с выработанными цепными пищедобывательными рефлексами влияния электрического раздражения ретикулярной формации среднего мозга. При этом выяснилось, что в условиях повышенной или нормальной пищевой возбудимости животных происходит торможение данных условных рефлексов, а при пониженной возбудимости — их облегчение.

Таким образом экспериментальные исследования роли ретикулярной формации в условнорефлекторной деятельности показывают, что она принимает участие в последней. Более того существуют серьезные факты, указывающие, что в этих подкорковых образованиях замыкаются определенные временные связи, входящие в общую структурную организацию условного рефлекса. Наиболее отчетливо это участие ретикулярной формации проявляется на ранних этапах становления условных рефлексов (стадии генерализации), когда условный раздражитель еще не вызывает специализированных реакций, а также и в тот самый ранний период выработки рефлекса, во время которого внешние признаки его не обнаруживаются.

Опираясь на ряд фактов, Гасто (Gastaut, 1958), Гасто и др., 1959) высказал гипотезу, согласно которой основное замыкание условных рефлексов осуществляется в сетевидном образовании мозга. При этом замыкании в кору полушарий лишь отбрасывается соответствующая проекция активации. Функцией таламуса объясняется, в частности, появление локальной активации коры, наблюдаемой при проявлении специализированных условных реакций. В неокортексе, по Гасто, хотя и осуществляется замыкание, но оно вторично, и происходит в ее ассоциативных частях. Предполагается также, что замыкание имеет место и в специфических подкорковых образованиях, там, где может возникать взаимосвязь между различными афферентными импульсами.

Однако эта гипотеза не встречает полного признания, поскольку отведение основной роли ретикулярной формации во всех проявлениях условнорефлекторной деятельности не дает объяснения многим фактам, известным в высшей нервной деятельности. Гипотеза Гасто игнорирует активную роль коры полушарий в осуществлении



условных рефлексов, подчиняя ее функции ретикулярной формации. Тогда как представляется очевидным, что в высших формах индивидуально приобретенной деятельности кора полушарий играет организующую роль, без которой исключается осуществление многих важных приспособительных реакций организма. Следует, однако, отметить, что под влиянием новых фактов и, очевидно, критики Гасто (1962) несколько изменил свою точку зрения, придавая корковой функции в условных рефлексах значительно большее значение.

Не укладывается в рамки современных знаний и гипотеза о центроэнцефалической системе мозга (У. Пенфильд и Г. Джаспер, 1954). Согласно этой гипотезе система, сосредоточенная в ретикулярной формации, представляет собой высший центр координации как простых нервных процессов, так и самых сложных, включая мышление и сознание. При этом, разумеется, совсем не отрицается важность корковых процессов в высшей нервной деятельности, но им отводится лишь промежуточное звено; основные же, начальное и конечное, звенья, по мнению авторов, сосредоточены в центроэнцефалической системе. Создавая гипотетическое представление об этой системе, авторы не принимали во внимание целый ряд важнейших факторов, таких, как эволюционный фактор, значительно более сложную морфологическую организацию коры полушарий по сравнению с ретикулярной формацией, роль кортикальных ассоциативных связей и т. д. Ими ошибочно понимаются факты нисходящих влияний, идущих от коры к ретикулярной формации, которые являются по существу влияниями, подчиняющими ретикулярную формацию коре полушарий, результаты точечных раздражений коры, из которых необоснованно делаются далеко идущие выводы, и др. Основные положения гипотезы о центроэнцефалической системе были подвергнуты критике в статьях С. А. Саркисова (1957), А. Д. Зурабашвили (1957), О. С. Адрианова и М. Я. Рабиновича, Д. Матеева (1962) и др.

Критические замечания по гипотезе о центроэнцефалической системе встречаются и в выступлениях некоторых западных ученых. Так Дель (1962) в дискуссии по этому поводу говорил: «Я боюсь только, что такого рода дискуссия о том, где локализовать „наивысший уро-



вень", будет возникать каждый раз после появления какого-нибудь нового факта и будет такой же бессмысленной, как и во времена теории Пфлюгера о существовании души в спинном мозгу». Еще более образно на этой же дискуссии сказал Уолкер (1962): «...мне кажется, что когда следующий симпозиум по ретикулярной формации мозга будут проводить сами тигровые саламандры, только тогда я признаю, что природа перепутала деволюцию с эволюцией».

Вместе с тем представляется ошибочным целиком и полностью во всех случаях организующую роль деятельности подкорковых образований приписывать коре больших полушарий. Так, например, попытку объяснить первичное значение коры полушарий в происхождении условных реакций, регистрируемых в подкорковых образованиях, делает П. К. Анохин (1958). Ссылаясь на опыты М. Ф. Корякина (1958), П. К. Анохин полагает, что потеря локального двигательного условного ответа (отдергивание конечности) после удаления сенсомоторной области коры и в то же время сохранение в этом случае общего позиционного условного ответа, необходимого для локальной двигательной реакции, должно свидетельствовать о происшедших до экстирпации определенных координирующих влияний коры на подкорковые структуры. Если бы это было так, то, конечно, при образовании аналогичного оборонительного условного рефлекса у декортицированных животных не должно было бы образовываться не только локальной двигательной реакции, но и соответствующей условной позиционной реакции. Однако из рис. 3а и 3б видно, что при образовании таких условных рефлексов у декортицированных животных хотя и не вырабатывается локальное отдергивание раздражаемой конечности, но расположение частей тела и общая поза животного во время действия условного сигнала становится такой, при которой могло бы осуществиться поднятие раздражаемой конечности. Эта позиционная условная двигательная реакция образовалась без участия коры полушарий. Нужно сказать, что и многие другие описанные в этой книге наблюдения над декортицированными животными также указывают на наличие собственной интегрированной условной деятельности подкорковых уровней мозга.



## Древняя и старая кора полушарий

Палеокортекс и архикортекс долгое время не привлекали к себе большого внимания исследователей. Этим образованиям приписывалось в основном участие в обонятельной и вкусовой деятельности. Однако исследования последних двух десятилетий показывают, что эти структуры несут в себе и другие физиологические функции, имеющие отношение и к условным рефлексам. Все больше выявляется участие этих образований, входящих в состав так называемой лимбической системы или «висцерального мозга», в проявлении как вегетативных, так и соматических элементов эмоциональных реакций организма [Папец (J. Papez, 1937), Маклин (P. MacLean, 1955a, 1955b); Мэгун (H. Magun, 1958), И. С. Беритов, 1961, и др.].

Древняя кора, или палеокортекс, характеризуется примитивной структурой корковой пластинки, она имеет много общего со строением подкорковых образований. От новой коры палеокортекс отделен межуточной зоной, носящей переходный характер. Старая кора, или архикортекс, также не соприкасается непосредственно с новой, но она, как и неокортекс, обладает пластинкой, отделяющей ее от подкорки. В то же время архикортекс резко отличается от новой коры, имея однослойное строение (И. Н. Филимонов, 1951, 1957).

Еще в ранних исследованиях обнаруживалось, что с удалением коры полушарий у животных резко проявляются реакции ярости (Гольц и др.). Но в этих экспериментах, как показало морфологическое изучение, удалялся не только неокортекс, но и филогенетически старая кора полушарий. В работах, в которых экстирпировался только неокортекс, таких явлений не отмечалось. Шпигель с сотрудниками (E. Spiegel и др., 1940), Бард и Маункастл (Ph. Bard and V. Mountcastle, 1947), доказали, что наблюдаемое усиление ярости животных после удаления у них коры полушарий связано именно с повреждением этих старых корковых образований.

Маклин с сотрудниками (1955) вводил холинергические вещества в гиппокамп нормальных кошек. Если ранее слабые раздражения кончика хвоста вызывали у них только мяуканье, то после инъекции такие же раздражения вызывали резко выраженные оборонительные

реакции  
вещества  
усиленное  
реакции  
нальные  
(K. Lissak  
током раз  
дражением  
текса Ц. А  
также отм  
«ярости»,  
В опыте  
том, что  
кратковре  
ласти вжи  
блюдал (к  
«обонятель  
случайных  
не случайн  
опытах по  
не нажима  
случаях эти  
во-вторых  
шенные ре  
таламуса.  
самораздра  
хождении э  
и в гипота  
некоторых  
(1960), исп  
циалов и м  
путь, по кот  
в «обонятел  
пучок — вн  
нижняя но  
сегмента в  
Электр  
что деятель  
ретикуляр  
сотрудники  
когда в нес  
в гиппока  
17 Белеков Н.



реакции — реакцию ярости. Когда действие введенного вещества начинало ослабевать, то можно было отмечать усиленное проявление противоположной по характеру реакции — реакции удовольствия. Некоторые эмоциональные реакции наблюдал Лишак с сотрудниками (K. Lissak и др., 1957) при раздражении электрическим током различных областей гиппокампа. В опытах с раздражением и разрушением структур палео- и архикортекса Ц. А. Орджоникидзе и М. А. Нуцубидзе (1959) также отмечали связь этих образований с проявлением «ярости», «страха», «удовольствия» и др.

В опытах с самораздражением, заключающихся в том, что животные при нажатии на рычаг вызывают кратковременное раздражение собственного мозга в области вживления электродов, Олдс (J. Olds, 1958) наблюдал (когда электроды были расположены в области «обонятельного мозга»), как крысы после нескольких случайных нажимов рычага затем уже многократно и не случайно сами нажимали на этот рычаг. В других опытах после однократного нажима животные больше не нажимали на рычаг. Предполагается, что в первых случаях эти раздражения вызывали приятное ощущение, во-вторых — неприятное. Однако эмоционально окрашенные реакции происходят и при раздражении гипоталамуса. Так, в опытах Олдса (1956) высокие частоты самораздражения регистрировались не только при нахождении электродов в «обонятельном мозгу», но также и в гипоталамусе, в определенных ядрах таламуса и некоторых других образованиях. О. Загер и И. Чинка (1960), используя метод регистрации вызванных потенциалов и метод экстирпаций, пришли к заключению, что путь, по которому направляются эфферентные импульсы в «обонятельный мозг», следующий: гипоталамический пучок — внутренняя часть дорсомедиального ядра — нижняя ножка таламуса — вентральная часть переднего сегмента внутренней капсулы — «обонятельный мозг».

Электрофизиологические исследования показывают, что деятельность гиппокампа тесно связана с функцией ретикулярной формации. Рядом исследований [Грин и сотрудники (J. Green и др., 1953, 1954)] установлено, что, когда в неокортексе происходит реакция «пробуждения», в гиппокампе обнаруживаются большие, медленные



электрические волны (5—7 гц). Это явление было принято за особое для гиппокампа состояние «пробуждения». Во время сна в гиппокампе в противоположность коре полушарий появляется асинхронная активность. Далее, методом вызванных потенциалов показано, что на уровне межуточного мозга от ретикулярного пути, идущего к неокортексу, ответвляется путь к древним корковым образованиям. Реакция «пробуждения» в гиппокампе обнаруживается и в отсутствие неокортекса, она может быть подавлена действием наркотиков [Грин и Эйди (G. Green a. W. Adey, 1956)]. Анализируя эффекты электрического раздражения гиппокампа во время сна и на фоне осуществления различных реакций, Лишак и Граштьян (1958) и др. пришли к выводу, что гиппокамп тормозит активирующую систему ствола мозга. В отличие от раздражения ретикулярной формации стимуляция гиппокампа вызывает не пробуждение спящего животного, а углубление сна. У бодрствующего животного такое раздражение вызывает торможение текущей деятельности (пищевой, оборонительной, ориентировочной), которая может вновь возникнуть только по прекращении раздражения гиппокампа.

Галамбос (R. Galambos, 1958), пользуясь электрофизиологическими данными, пришел к заключению о существовании циркуляторной системы: лимбическая область — средний мозг. Согласно этому активность, возникшая в среднемозговой ретикулярной формации переходит в гиппокамп, миндалевидное ядро, гипоталамус; прозрачную перегородку и затем возвращается в средний мозг. Ретикулярная формация в этом комплексе обуславливает активное состояние высших отделов центральной нервной системы, а лимбическая область — мотивационные факторы поведения животных.

Исследования показывают, что с функцией палео- и архикортекса связано проявление многочисленных врожденных актов, обуславливающих аффективные (эмоциональные) реакции. По мнению Пейпеца (1962), висцеральный мозг имеет отношение к формированию биологических основ для врожденных поисковых, пищевых, половых, оборонительных и других реакций. В частности, он полагает, что моторные реакции, исходящие от обонятельной области, осуществляются через волокна обонятельного тракта, идущие к клеточным островкам

обонятельной  
тела. Не без  
исковая реак  
функцией об  
Тесное  
функции ста  
муссену (W.  
ние островка  
ной коры у  
также разли  
ный вкус, то  
и гиппокам  
боратории  
кампа у кош  
возбудимост  
и погибают  
Ц. А. Орджа  
мнению, гип  
дящимся в  
дается при  
и перестают  
Не остан  
филогенетиче  
к проявлению  
условных ре  
структур в у  
Маклин  
звуковых ще  
животных, н  
на сердце и  
вызванных в  
эти разработа  
совсем не пр  
грам а. L. W  
разрушения  
ных реакций  
ную картину  
миндалевидн  
(J. Brady и  
1957), Н. А.  
норефлектор  
кампа не на  
этом тормозн  
17\*



обонятельного бугорка и базальному отделу полосатого тела. Не без основания можно полагать, что простая поисковая реакция в начале ее формирования связана с функцией обоняния и служит для разыскивания пищи.

Тесное отношение висцерального мозга к пищевой функции становится очевидным. По Пенфильду и Рамуссену (W. Penfield и T. Rasmussen, 1950) раздражение островка (insula) и прилегающей к нему орбитальной коры у человека вызывает акты глотания, жевания, а также различные ощущения в области живота, неприятный вкус, тошноту и др. Большое значение в этом имеет и гиппокамп. По наблюдениям, сделанным в нашей лаборатории (Н. А. Тартыгин, 1962), разрушение гиппокампа у кошек часто ведет к резкому падению пищевой возбудимости животных, которые отказываются от еды и погибают от истощения. То же отмечали у кошек и Ц. А. Орджоникидзе и М. А. Нуцубидзе (1961). По их мнению, гиппокамп связан с центром насыщения, находящимся в гипоталамической области, который возбуждается при повреждении гиппокампа, отчего животные и перестают есть.

Не останавливаясь на других сторонах деятельности филогенетически старой коры, которая имеет отношение к проявлению половых, ориентировочных и других безусловных рефлексов, обратимся к вопросу о роли этих структур в условнорефлекторной деятельности.

Маклин с сотрудниками (1955a), сочетая действие звуковых щелчков и ударов электрического тока в лапу животных, наблюдали образование условного рефлекса на сердце и дыхательный аппарат. Оказалось, что при вызванных в лимбической области судорожных разрядах эти выработанные условные рефлексы ослаблялись или совсем не проявлялись. Прибрам и Вейскванц (K. Pribram и L. Weiskvanz, 1957) наблюдали у обезьян после разрушения гиппокампа нарушение условнорефлекторных реакций избегания (avoidance response). Аналогичную картину отмечали после разрушения перегородки миндалевидного ядра у кошек Бреди с сотрудниками (J. Brady и др., 1954). По данным же Коррелл (Correll, 1957), Н. А. Тушмаловой (1961), общая картина условнорефлекторной деятельности при раздражении гиппокампа не нарушается, хотя и могут наблюдаться при этом тормозные эффекты.



Значительная роль в образовании условных рефлексов отводится И. С. Беритовым (1961), а также Загером и Чинка (1960) филогенетически старым структурам коры полушарий. Они полагают, что на этом уровне впервые появляются вегетативно-аффективные временные связи.

Изучая электрическую деятельность гиппокампа при образовании двигательного, оборонительно-двигательного рефлексов. Лишак и Граштьян (1957, 1962) отмечают, что в начале его выработки условный раздражитель вызывает десинхронизацию электрической активности как в неокортексе, так и в гиппокампе. Но после ряда сочетаний при действии условного раздражителя в гиппокампе наблюдаются уже медленные потенциалы (5 гц). Так как в этот период регистрировались первые признаки условной двигательной реакции, возникновение медленных потенциалов авторы рассматривают как результат установления временной связи. При специализации и укреплении этого условного рефлекса медленные потенциалы в гиппокампе исчезают и сменяются десинхронизацией. Некоторые авторы полагают, что десинхронизированный ритм в гиппокампе возникает при действии раздражителей абсолютно новых, а не приобретших уже какую-то значимость (например, как в начальных стадиях выработки условного рефлекса). Исследования других авторов не совпадают с этим взглядом, показывая одинаковые электрические реакции мозга при проявлении ориентировочных рефлексов, независимо от характера и свойства раздражителя. Поэтому заключение Лишака и Граштьяна о тормозящем влиянии гиппокампа на ориентировочный рефлекс остается гипотетическим, на что указывают и сами авторы.

Иошии с сотрудниками (1962) у кошек с вживленными в миндалевидное ядро и гиппокамп электродами удавалось условнорефлекторным путем вырабатывать возникновение приступа электрических разрядов, которые обычно возникают при раздражении этих структур и распространяются на кору полушарий и подкорку.

Изучая электрические проявления в различных структурах мозга животных во время образования слюнного пищевого и двигательного — оборонительного рефлексов, Н. Иошии с сотрудниками (1962, 1958) регистрировали в коре полушарий и подкорковых образованиях появле-



ние как генерализованной десинхронизации и генерализованных вызванных потенциалов, так и медленных электрических волн с частотой 5 (3—6) в секунду. На основании сделанных экспериментов авторы предполагают, что если генерализованные явления интерпретировать как признак активации ретикулярной системы ствола мозга, а волны с частотой 5 в секунду как реакцию активации, вызванную из гиппокампа (раздражение системы «миндалевидное ядро — гиппокамп» ведет именно к такому эффекту), то, по-видимому, в первую очередь, еще до проявления периферического условного ответа, в механизм условной связи включается активирующая система ствола мозга, а затем в активность вовлекается система «миндалевидное ядро — гиппокамп». Далее, допускается, что функция стволового отдела ретикулярной формации подавляется таламическим отделом ретикулярной формации вследствие наличия таламо-кортикальных и кортико-ретикулярных связей. Таким образом, авторы считают, что в процессе формирования условных связей в активность вовлекаются не только нижние и верхние отделы ретикулярной формации, но и функциональная система «миндалевидное ядро — гиппокамп».

Итак, из данных, которыми мы располагаем, следует, что филогенетически старая кора, несомненно, играет определенную роль в условнорефлекторной деятельности, хотя имеющихся сведений еще и недостаточно, чтобы конкретно определить эту роль. Тем не менее очевидно, что эти структуры не являются совершенно необходимыми для осуществления условных рефлексов, однако, они, по-видимому, в значительной степени определяют ход выработки и внешнее проявление целого ряда условнорефлекторных реакций.



## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вопрос о физиологических процессах, совершающихся в мозгу при различных формах поведения живого организма, естественно, всегда привлекал к себе внимание. В ходе его изучения И. П. Павлов, его ученики и последователи получили колоссальной важности материалы, позволившие на основании объективных данных создать учение о высшей нервной деятельности и установить основные законы поведения животных.

При изучении высшей нервной деятельности исследователь часто ограничивается лишь возможностью варьировать разнообразные способы дачи условных и безусловных раздражителей и наблюдать при этом за протеканием и количественным изменением соответствующих рефлексов. Конечно, если принимать, что условный рефлекс отражает собой исключительно корковую деятельность, а безусловный — подкорковую, то на основании полученных таким путем данных и сопоставлении «условных» и «безусловных» ответов можно делать более или менее определенные заключения о функциональном состоянии этих отделов мозга, их взаимоотношениях и др. Однако сейчас становится очевидным, что такой элементарный подход недостаточен для получения достоверных данных о сложных процессах, совершающихся в мозгу, и их локализации.

Нельзя отрицать того, что простые наблюдения за условнорефлекторной функцией животных важны и необходимы и что при определенной постановке такие опыты могут давать известные основания для заключений о ее морфофизиологической организации. Но вме-



сте с тем следует признать, что в каких бы вариантах подобные опыты ни ставились, выводы из такого рода экспериментов делаются на основе косвенных фактов, а часто носят и эмпирический характер. Они основываются зачастую на данных и мнениях авторитетов, высказанных десятилетия назад. Поэтому представляется бесспорным, что для обоснованных заключений о нервных механизмах, участвующих в осуществлении как условных, так и безусловных рефлексов, требуются дополнительные приемы экспериментирования, такие, как раздражение, удаление или разрушение определенных структур мозга, регистрация протекающих в них электрических процессов и др.

Вследствие того что исследователи долгое время, помимо наблюдений за внешним проявлением условных и безусловных рефлексов, не столь уж часто нарушали целостность мозговых структур, а к скрытым подкорковым образованиям почти совсем не прикасались, длительное время; факты о непосредственном участии этих образований в осуществлении условных рефлексов были почти неизвестны.

Значительный шаг вперед в изучении структур условного рефлекса был сделан тогда, когда в нейрофизиологию вошла стереотаксическая техника, позволявшая с большой точностью вводить электроды в любые подкорковые образования с целью их разрушения, раздражения или для отведения биопотенциалов. Трудно переоценить значение внедрения электроэнцефалографического метода в изучении условнорефлекторной деятельности, благодаря которому исследователь получил возможность вести непосредственное наблюдение за функцией различных отделов мозга.

Исследования последнего времени (многие из которых цитированы в этой работе) позволили получить материалы, которые дают достаточные основания для ряда общих и частных заключений. Теперь можно считать доказанным, что замыкание условных рефлексов осуществляется не только в коре полушарий, но и в подкорковых образованиях. Правда, временные связи подкорковых образований обуславливают проявление лишь грубых, генерализованных условных рефлексов.

Известно, что на определенном этапе эволюции условные рефлексы являлись результатом деятельности



некорковых мозговых образований. В последующем, на ступени более высокой организации живого организма, возникли новые, более сложные — корковые — структуры. Отрицая низшие образования мозга, кора в то же время тесно связана с ними. Отрицать с точки зрения диалектики — это не значит сказать нет. Отрицание низшего высшим надо понимать как момент движения, при котором сохраняется определенная основа предшествующей ступени развития.

К настоящему времени все больше и больше накапливается фактов, устанавливающих, что условнорефлекторная приспособительная деятельность организма представляет собой результат весьма сложных взаимоотношений нервных центров головного мозга. Эти взаимоотношения складываются в результате образования многоканальных временных связей, «горизонтально» и «вертикально» направленных и охватывающих различные образования и уровни головного мозга. Существование единого прямолинейного замыкания временных связей между корковыми представлениями условного и безусловного раздражения кажется удобным для объяснения, но и мало вероятным путем замыкания условного рефлекса. Выясняется, что временные связи могут быть корковыми, корково-подкорковыми и подкорковыми, существующими одновременно и обратными, таким образом, сложную систему, даже при относительно простых формах условнорефлекторной деятельности.

Если принять во внимание все имеющиеся факты и считать доказанным возможность замыкания условнорефлекторных временных связей на различных уровнях мозга и в различных направлениях, то можно представить в схематическом виде различные пути, участвующие в установлении условного рефлекса, и общий принцип его организации (рис. 56). Данная схема не отражает частных случаев условнорефлекторной деятельности, поскольку каждый условный рефлекс замыкается в мозгу своими путями и не обязательно имеет все изображенные на схеме связи. На схеме показана обратная связь (или обратная афферентация по П. К. Анохину), идущая от исполнительного аппарата в центральную нервную систему и представляющая важный элемент в цепи условного рефлекса, а также обратная





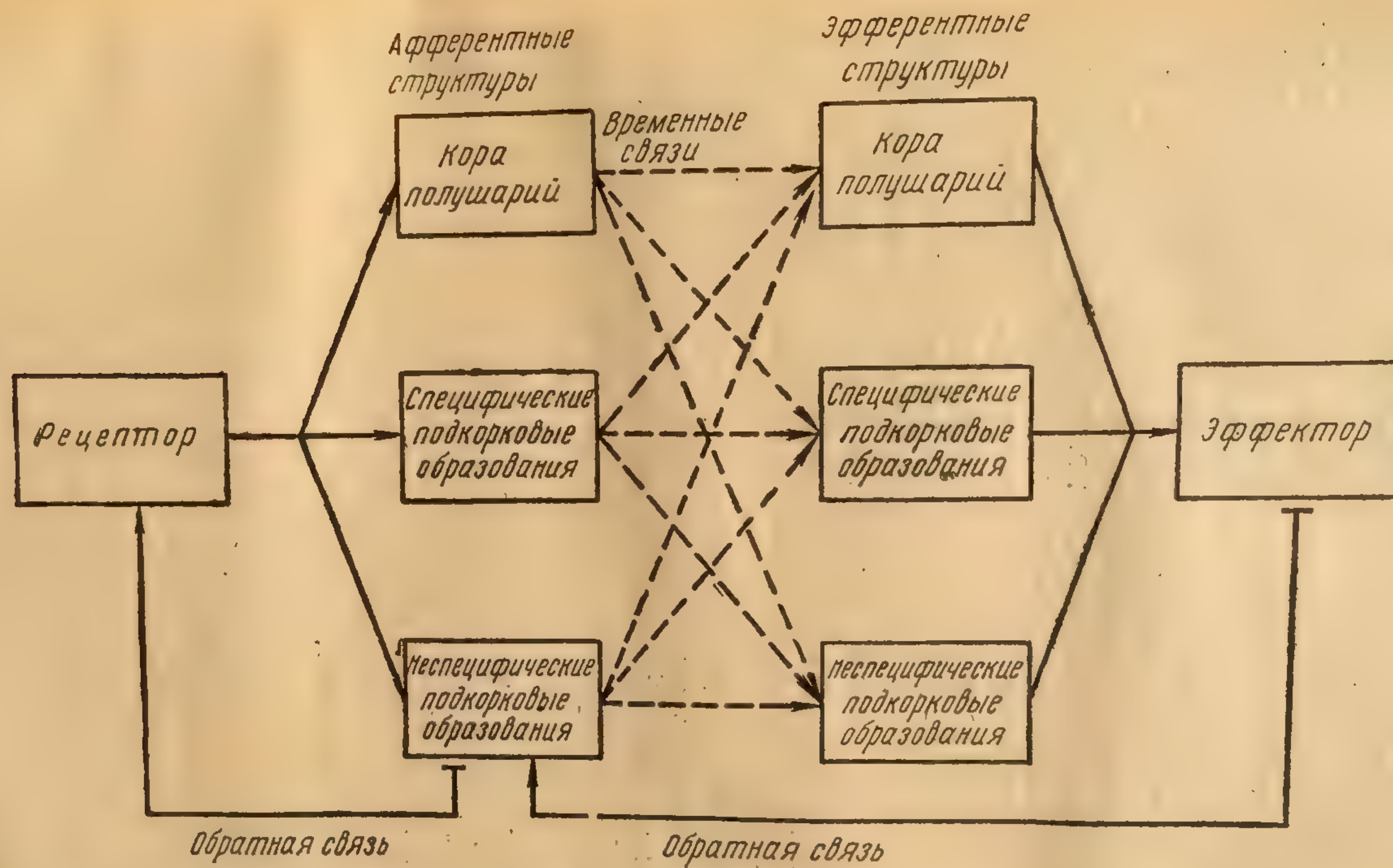


Рис. 56. Возможные пути замыкания условного рефлекса и общий принцип его структуры.



связь к рецепторному аппарату, звено которое обуславливает передачу влияний центральной нервной системы на периферический анализатор [Ливингстон (R. Livingston, 1960) и др.].

Таким образом, из совокупности имеющихся данных вытекает важный во всех отношениях вывод, что подкорковые структуры активно участвуют в условнорефлекторной деятельности, выполняя важную роль как в процессе становления условного рефлекса, так и в его осуществлении. Становится очевидным, что наряду с корой больших полушарий подкорковые структуры составляют необходимое звено в общей организации условного рефлекса, на различных уровнях которых происходит установление временных связей.

В связи с этим возникает вопрос: какова же доля участия субкортикальных структур в условнорефлекторной функции и не рушится ли при этом один из основных разделов учения И. П. Павлова о роли коры больших полушарий как главнейшего органа условных рефлексов. В этом отношении все приведенные в книге материалы не дают оснований приходить к такому заключению. Кора полушарий у высших животных, несомненно, имеет решающее значение в формировании сложных условных рефлексов, обуславливая их совершенство и приспособленность организма к условиям его существования. В подкорковых образованиях при этом также замыкаются временные связи, но они относительно примитивны и могут служить лишь грубой канвой, на базе которой происходит построение более совершенных корковых временных связей, абсолютно необходимых для адекватного поведения животных по отношению к окружающему их внешнему миру.

Несмотря на то что при становлении условного рефлекса первые признаки условной реакции часто обнаруживаются в ретикулярной формации, что при разрушениях ее условный рефлекс вырабатывается с большим трудом или совсем не вырабатывается, нельзя говорить о решающей роли данного по существу неспецифического образования головного мозга. Условный рефлекс как приобретенная в жизни организма биологически целесообразная реакция со всеми его качественными особенностями обуславливается деятельностью высокоорганизованных мозговых структур и в первую

очередь коры  
о простых усло  
дения, то и зде  
кулярной форм  
базальных ганг  
Ретикулярна

мозговых стр  
выработки усло  
ние. Как основ  
дальнейших е  
вый этап возни  
ливает конечн  
представляется  
замыкания ус  
ципального зв

временных свя  
его качества. Б  
тельности след  
рых во време  
связь, а к тем  
ческое значени

рефлекса. Так  
и подкорки ра  
ском плане, т  
стью нервной  
нии и многоо  
ляется ее вы  
полушарий пр  
сложных усл  
надо рассматр  
но, конкретно

Одним из  
стической диа  
анализа явлен  
да конкретна  
искать ответс  
ческом разви  
сизма и спл  
териализмом  
сказать, что

<sup>1</sup> В. И. Ле  
<sup>2</sup> В. И. Ле



очередь корой больших полушарий. Даже если говорить о простых условных рефлексах подкоркового происхождения, то и здесь главное следует относить не к ретикулярной формации, а к специфическим образованиям базальных ганглиев.

Ретикулярная формация, активируя функцию высших мозговых структур, создает необходимые условия для выработки условных рефлексов, облегчая его образование. Как основание строящегося здания не определяет дальнейших его особенностей и качеств, так и первый этап возникновения условного рефлекса не обуславливает конечный результат начавшегося процесса. Нам представляется, что вопрос о локализации первичного замыкания условного рефлекса не имеет такого принципиального значения, как вопрос о месте замыкания тех временных связей, которые обуславливают главнейшие его качества. Ведущую роль в условнорефлекторной деятельности следует относить не к тем структурам, в которых во временном смысле впервые появляется новая связь, а к тем, функция которых определяет физиологическое значение и совершенство возникшего условного рефлекса. Таким образом, если взаимоотношения коры и подкорки рассматривать в широком, общетеоретическом плане, то мы должны признать, что ведущей частью нервной системы организма в его сложном поведении и многообразных условиях окружающей среды является ее высший отдел. Именно в этом смысле коре полушарий принадлежит главная роль в формировании сложных условных рефлексов. Однако это положение надо рассматривать диалектически, «... т. е., относительно, конкретно, всесторонне»<sup>1</sup>.

Одним из принципиальных положений материалистической диалектики является принцип конкретного анализа явлений. Абстрактной истины нет, истина всегда конкретна. В. И. Ленин считал, что «...стремление искать ответов на конкретные вопросы в простом логическом развитии общей истины... есть опошление марксизма и сплошная насмешка над диалектическим материализмом»<sup>2</sup>. Исходя из этого положения, мы должны сказать, что правильное понимание условнорефлектор-

<sup>1</sup> В. И. Ленин. Сочинения. Изд. 4-е, т. 8, стр. 261.

<sup>2</sup> В. И. Ленин. Сочинения. Изд. 4-е, т. 3, стр. 10.



ной деятельности, выяснение роли и значения различных отделов мозга должно быть связано с их конкретным анализом. К различным условным рефлексам нельзя подходить вообще и делать во всех случаях при всех условиях вывод об абсолютно решающем и ведущем значении коры полушарий.

В тех случаях, когда мы встречаемся с высшей нервной деятельностью животных, со слабо развитой корой полушарий (например, у птиц), их поведение, конечно, в основном обусловлено подкорковыми образованиями и они являются здесь ведущими структурами. Когда же наблюдаем приобретенные поведенческие реакции высших животных, то в этих случаях кора полушарий имеет решающее значение, так как очевидно, что основные свойства этих рефлексов обусловлены ею. Чем выше организация животного, тем большее значение в условнорефлекторной деятельности приобретают его высшие отделы центральной нервной системы.

Однако не только уровень эволюционного развития организма определяет главнейший отдел мозга, ответственный за его условнорефлекторную функцию. В жизни одного и того же организма, в том числе и стоящего на высоком уровне развития, проявляются различные как по своей сложности, так и характеру условные ответы. В одних случаях они не могут проявиться без участия коры больших полушарий, в других — более элементарных реакциях, роль коры может быть не столь велика, чтобы придавать ей главенствующее значение. В этих случаях ведущую роль следует относить к функции субкортикальных образований. С таким положением мы встречаемся тогда, когда имеем дело с некоторыми условными рефлексам внутренних органов, а также и с рядом соматических рефлексов, имеющих элементарный и автоматизированный характер. Ведущая функция подкорковых образований выступает и в тех случаях, когда мы наблюдаем и изучаем условные рефлекс на ранних стадиях онтогенеза высших животных и человека.

Конечно, всякий условный рефлекс выражает собой единство мозговой деятельности, представляющий результат сложных корково-подкорковых взаимоотношений, но было бы ошибочно, ссылаясь на эти взаимоотношения, игнорировать доминирующее значение тех или иных структур в различных, конкретно взятых формах

условнорефлектор-  
ного мира (Ск-  
ее кора больших  
функциями по сти-  
деятельности орга-

Каждое услов-  
сложным, разви-  
того необходим-  
так и подкорковы-  
«главная», «домини-  
Ведущая сторона  
нии может выступ-  
нии. Дело в том,  
связей и свойств  
существенных) вы-  
мих явлений. Выя-  
деляется также п-  
что «...вся человек-  
ное «определение»  
как практический  
что нужно человек-  
для того чтобы он  
не ведущее, главн-  
иная структура м-  
практики. Практи-  
животного, практи-  
что в определенно-  
вые образования  
лении, формирова-  
ловных рефлексов

Между тем, в  
тизация функцион-  
шарий. Подобное  
отношения коры к  
нию, ошибочным  
ни с философской  
Возвращаясь к  
нужно отметить,  
изображения усло-  
как и наша схема  
ных сторон высше-

В. И. Ленин.



условнорефлекторной функции. Едва ли эволюция животного мира была бы совершенна, если бы в процессе ее кора больших полушарий наделялась верховными функциями по отношению к абсолютно всем сторонам деятельности организма.

Каждое условнорефлекторное замыкание является сложным, развивающимся процессом, для понимания которого необходимо всегда учитывать роль как корковых, так и подкорковых образований. Понятия «ведущая», «главная», «доминирующая» нельзя абсолютизировать. Ведущая сторона явления в одном объективном отношении может выступать как зависимая в другом отношении. Дело в том, что значение тех или иных сторон связей и свойств явлений как существенных (или не существенных) вытекает из объективного развития самих явлений. Выяснение главного или не главного определяется также практикой. В. И. Ленин подчеркивал, что «...вся человеческая практика должна войти в полное «определение» предмета и как критерий истины и как практический определитель связи предмета с тем, что нужно человеку»<sup>1</sup>. Из этого положения следует, что для того чтобы определить, какое значение (ведущее или не ведущее, главное или второстепенное) имеет та или иная структура мозга, необходимо включить критерий практики. Практика же изучения нервной деятельности животного, практика научного эксперимента показывает, что в определенном объективном отношении подкорковые образования могут играть ведущую роль в становлении, формировании и проявлении некоторых форм условных рефлексов.

Между тем, в литературе еще имеет место абсолютизация функционального значения коры больших полушарий. Подобное одностороннее рассмотрение взаимоотношения коры и подкорки является, по нашему мнению, ошибочным и не согласуется ни с биологической, ни с философской точек зрения.

Возвращаясь вновь к представленной выше схеме, нужно отметить, что все существующие схематические изображения условнорефлекторной деятельности, так же как и наша схема, не могут отразить всех многообразных сторон высшей нервной функции, хотя во всех их в

<sup>1</sup> В. И. Ленин. Сочинения. Изд. 4-е, т. 32, стр. 72.



основе и находится условный рефлекс. Трудность схематизирования условнорефлекторной деятельности связана с тем, что она изменчива и не только в отношении своего внешнего проявления, но и в путях замыкания. Даже тогда, когда и внешне условный рефлекс сохраняется одним и тем же, мозговые структуры, принимающие участие в его осуществлении, могут быть различными и пути замыкания, следовательно, могут перемещаться в том или ином направлении. Об этом свидетельствует ряд электрофизиологических исследований.

Анализируя активность коры мозга при формировании условных рефлексов, М. Я. Рабинович (1961) в электроэнцефалограмме выявил ряд особенностей, отражающих этот процесс на корковом уровне. Однако с увеличением числа сочетаний и упрочением условной реакции описанные им изменения становились менее постоянными и однозначными по сравнению с периодом становления условного рефлекса. Даже на протяжении одного опыта электрографическая картина действия сигнального раздражителя и его подкрепления изменялась в зависимости от условий, определяющих в каждом отдельном случае структурно-функциональные особенности замыкания условного рефлекса. В этих опытах М. Я. Рабиновича оказалось, что при достаточно упроченном рефлексе действие положительного сигнала вызывает в коре соответствующего анализатора появление медленных волн и значительное снижение активности, характерное для электрографического выражения тормозного процесса. Автор полагает, что это явление связано с перемещением афферентной части дуги рефлекса в подкорковые отделы данного анализатора. Сходные данные получили М. Н. Ливанов, Т. А. Королькова и Г. М. Френкель (1951), показавшие, что в начале выработки оборонительного условного рефлекса на свет изменения электрической активности хорошо выражены как в корковом представительстве безусловного рефлекса (сенсомоторная область), так и в зрительной области. В дальнейшем же по мере упрочения рефлекса электрические реакции в сенсомоторной области начинают протекать синхронно с реакциями на свет наружного коленчатого тела и делаются слабо связанными с электроэнцефалограммой зрительной коры, где развивается тормозной процесс. Изменения электроэнцефало-

графической картины  
ниях в процессе вы  
рефлекса, как мы  
Кишам (1959), М. Я.  
торов. Приведенные  
только афферентные  
претерпевать измене  
ральные эфферентны  
постоянны.

Моррелл (1962)  
ники наблюдал изм  
рядов отдельных нер  
менного отведения  
области коры, пере  
ретикулярной систем  
образовании времен  
дило путем сочетан  
житель) с вспышка  
(безусловный разд  
таблицы видно, что  
вательность в участ  
в процессе выработ  
ций. Если в начале  
реакции повышение  
точные элементы все  
нечной — ответы бы  
реднем вентральной  
формации гиппокам

Характер нейронных ра

Первое применение

Привыкание (угашени  
ентировочного рефл



графической картины в различных мозговых образованиях в процессе выработки и становления условного рефлекса, как мы уже отмечали, наблюдали Джон и Киллам (1959), М. Н. Ливанов (1960) и ряд других авторов. Приведенные в книге данные показывают, что не только афферентное звено условного рефлекса может претерпевать изменения своей локализации, но и центральные эфферентные его компоненты далеко не строго постоянны.

Моррелл (1962) с помощью микроэлектродной техники наблюдал изменение частоты электрических разрядов отдельных нервных элементов в условиях одновременного отведения потенциалов от клеток зрительной области коры, переднего вентрального ядра таламуса, ретикулярной системы среднего мозга и гиппокампа при образовании временной связи. Образование ее происходило путем сочетания чистого тона (условный раздражитель) с вспышками света частотой 3—12 в секунду (безусловный раздражитель). Из ниже приведенной таблицы видно, что существует определенная последовательность в участии тех или иных мозговых структур в процессе выработки и стабилизации условных реакций. Если в начальной стадии формирования условной реакции повышением частоты разрядов отвечали клеточные элементы всех регистрируемых структур, то в конечной — ответы были только в зрительной коре и переднем вентральном ядре таламуса. В ретикулярной формации гиппокампе ответные реакции отсутствовали.

Характер нейронных разрядов в процессе формирования условного электрического ответа  
(по Ф. Морреллу, 1962)

|                                                 | Ответ на |               |     |
|-------------------------------------------------|----------|---------------|-----|
|                                                 | УР       | отведение     | БУР |
| Первое применение                               | 0        | Vis. Cortex   | ↑   |
|                                                 | 0        | N. Vent. Ant. | 0   |
|                                                 | ↑        | Mes. Retic.   | ↑   |
|                                                 | 0        | Hippocampus   | ↑   |
| Привыкание (угашение ориентировочного рефлекса) | 0        | Vis. Cortex   |     |
|                                                 | 0        | N. Vent. Ant. |     |
|                                                 | 0        | Mes. Retic.   |     |
|                                                 | 0        | Hippocampus   |     |



|                              | Ответ на |               |     |
|------------------------------|----------|---------------|-----|
|                              | УР       | отведение     | БУР |
| I стадия (32-е применение)   | ↑        | Vis. Cortex   | ↑   |
|                              | 0        | N. Vent. Ant. | ↑   |
|                              | ↑        | Mes. Retic.   | ↑   |
|                              | ↑        | Hippocampus   | ↑   |
| II стадия (39-е применение)  | ↓        | Vis. Cortex   | ↑   |
|                              | ↓        | N. Vent. Ant. | ↓   |
|                              | ↓        | Mes. Retic.   | ↓   |
|                              | ↓        | Hippocampus   | ↑   |
| III стадия (78-е применение) | ↑        | Vis. Cortex   | ↑   |
|                              | ↑        | N. Vent. Ant. | ↑   |
|                              | 0        | Mes. Retic.   | 0   |
|                              | 0        | Hippocampus   | 0   |

↑ — частота разрядов повышена более чем в 50% регистрируемых элементов.

↓ — частота разрядов понижена более чем в 50% регистрируемых элементов.

0 — нет изменений.

Хотя представление о сложности и многообразности мозговых процессов, обуславливающих условнорефлекторную деятельность, всегда считалось вероятным, конкретные данные об этой сложной организации, как мы видим, начали выступать лишь в последнее время. Важное включение в современное понятие о мозговой деятельности было сделано с появлением фактов, показывающих протекание в мозгу кольцевых ритмов возбуждения. На основании данных об отсутствии прямой связи между продолжительностью действия условного раздражителя и величиной ответной реакции, П. С. Купалов (1949) сделал попытку понять ряд условнорефлекторных явлений с точки зрения формирования в коре полушарий замкнутых, повторно возбуждающихся круговых нервных путей. Согласно этому, при действии условного раздражителя сначала происходит «прямое» замыкание временной связи, затем же благодаря появлению кольцевых процессов возбуждения действие его может продолжаться значительное время. Это предположение о существовании в мозгу замкнутых и длительно протекающих циркуляторных движений нервных про-



цессов находит все больше и больше подтверждений в различных физиологических исследованиях. Наглядно оно обнаружилось и в энцефалоскопических исследованиях М. Н. Ливанова и сотрудников (1960), в которых при наблюдениях за динамикой корковой мозаики отчетливо выступила периодическая повторяемость протекания процессов как в их характере, так и в пространственном течении. Такие динамические констелляции охватывают как значительные площади коры, так и более ограниченные. Замкнутые кольцевые ритмы отчетливо выступают и во многих электроэнцефалографических исследованиях. Они распространяются не только на кору полушарий, но и на подкорковые образования. Циркулирующие возбуждения обнаружены также при микроэлектродных исследованиях, в которых отведения биопотенциалов производились от отдельных клеток мозга. Существует мнение, что такие замкнутые цепи возбуждения обуславливают сохранение следов от раздражений, т. е. памяти [Бреже (M. Brasier, 1969), Бернс (B. Burns, 1958), Хебб (D. Hebb, 1961) и др.].

Надо сказать, что представление о наличии замкнутых кольцевых цепей в мозге подкрепляется и морфологическими данными. Так, установлено, что в коре полушарий существуют нейроны с отходящими от них аксонами, образующими замкнутые цепи в различных ее областях и охватывающие различные ее слои [Лоренто де Но (R. Lorento de No, 1946), Г. И. Поляков, 1956, и др.].

В каждый данный момент в мозгу протекают сложные динамические процессы, обуславливающие высокую степень его реактивности и готовность к быстрой перестройке системы в зависимости от данных условий и действующих раздражителей. Такая динамика процессов возбуждения присуща главным образом мозговой ткани, что качественно отличает ее от других возбудимых тканей, для которых более свойственно переходить к состоянию деятельности от стационарного уровня относительного покоя. Таким образом, как в непрерывно действующем механизме на фоне этой постоянной мозговой активности развиваются процессы возбуждения, торможения, формируются определенные реакции и устанавливаются временные связи.



И. П. Павлов отнес подкорковые образования к важнейшим структурам, обуславливающим высшую нервную деятельность. Сейчас это стало уже истиной. Основная задача нашей работы состояла в том, чтобы показать, что с субкортикальными структурами связана не только безусловнорефлекторная функция, но и функция образования и осуществления условнорефлекторных временных связей. Однако сделанного в науке еще недостаточно, чтобы решить проблему и во всей полноте представить полный комплекс взаимоотношений коры и подкорки в условном рефлексе. Для этого требуются еще большие усилия.

Всякое стремление выделить из объединенной мозговой функции те или иные структуры в значительной степени условно, поскольку проявление каждой из них связано с состоянием других. Но исследователь вынужден прибегать к такому функциональному расчленению деятельности мозга, поскольку без этого невозможно представить себе и его целостную функцию. На подобную закономерность в исследованиях, связанных с изучением отдельных сторон материальных процессов, указывал еще Ф. Энгельс: «Чтобы познавать отдельные стороны (частности), мы вынуждены вырывать их из их естественной или исторической связи, и исследовать каждую в отдельности по ее свойствам, по ее особым причинам и следствиям и т. д.<sup>1</sup>»

Мы не считаем, что поставленную задачу разрешили во всех отношениях. Однако, если книга будет содействовать еще большему привлечению внимания к физиологии подкорковых структур, а может быть и вызовет дискуссию, без которой не может развиваться никакая наука, то мы будем удовлетворены, поскольку в этом случае цель нашей работы окажется достигнутой.

<sup>1</sup> Ф. Энгельс, Анти-Дюринг. Изд. 1953, стр. 20—21.

Абуладзе  
Бюллетен  
41, 14—  
Абуладзе  
лаборато  
Абуладзе  
концентр  
ности, 19  
Адам Г. М.  
мозга, А  
Адрианов  
взаимоде  
деятельн  
зиологов,  
14—15.  
Адрианов  
зации за  
тические  
152—178.  
Айрапет  
ры внутр  
Айрапет  
них сигнала  
103, 360—  
Айрапет  
женного  
общества  
Айрапет  
ловные с  
роцептивн  
биологии  
Алексеев  
раздражи  
Тезисы до  
деятельно



## ЛИТЕРАТУРА

- Абуладзе К. С. К вопросу о функции симметричных центров. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1956, 2, 41, 14—17.
- Абуладзе К. С. Суммационный рефлекс. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М., 1949, 5, 15—16.
- Абуладзе К. С. Дифференцирование раздражителей на почве концентрации возбуждения. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 6, 917—921.
- Адам Г. Материалы о связи функции почек с корой головного мозга. Авторефер. дисс. Л., 1955.
- Адрианов О. С. Морфофизиологическое исследование путей взаимодействия анализаторов в процессе условнорефлекторной деятельности. Тезисы докладов 9-го Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков, фармакологов, М. — Минск, 1959, 1, 14—15.
- Адрианов О. С., Рабинович М. Я. О механизмах и локализации замыкательной функции мозга. В кн.: Некоторые теоретические вопросы строения и деятельности мозга. М., 1960, 152—178.
- Айрапетьянц Э. Ш. Высшая нервная деятельность и рецепторы внутренних органов. М. — Л., 1952.
- Айрапетьянц Э. Ш. О принципе корковой проекции внутренних сигнализаций. Журнал высшей нервной деятельности, 1960, 103, 360—368.
- Айрапетьянц Э. Ш., Балакшина В. Л. Два случая сопряженного торможения при доминанте. Труды Ленинградского общества испытателей. М. — Л., 1933, 62, 141—145.
- Айрапетьянц Э. Ш., Иванова О. Н. Интероцептивные условные связи. Сообщение II. Образование двигательных интероцептивных условных связей. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1937, 45, 396—398.
- Алексеева И. А. Значение силы компонентов цепного условного раздражителя при сложной двигательной деятельности собак. Тезисы докладов 16-го Совещания по проблеме высшей нервной деятельности. М. — Л., 1953, стр. 11—12.



- Алексеенцева Э. С. Влияние удаления серого вещества лобно-теменной области на артериальное давление. Сборник трудов Витебского медицинского института. Минск, 1954, 5, 3.
- Анохин П. К. О физиологической природе вегетативных компонентов условной реакции. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 1, 32, 43.
- Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М., 1958.
- Анохин П. К. Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958.
- Анохин П. К. О некоторых спорных вопросах в проблеме замыкания условной связи. В кн.: Некоторые вопросы современной физиологии. Л., 1959, 23—29.
- Анохин П. К. Новые данные к характеристике специфичности восходящих активаций. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 379—390.
- Анохин П. К. Рефлекс цели как объект физиологического анализа. Журнал высшей нервной деятельности. 1962, 12, 7, 21.
- Артемьев В. В. Первичная электрическая реакция в коре полушарий мозга при образовании временной связи. Конференция по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы. Л., 1957, 13.
- Артемьев В. В. и Безладнова Н. И. Электрическая реакция слуховой области коры полушарий при образовании условного оборонительного рефлекса. Труды Института физиологии имени И. П. Павлова. М. — Л., 1952, 1, 228—236.
- Асратян Э. А. Оборонительно-двигательные условные рефлексы у собак без двигательных областей коры больших полушарий. Доклады академии наук СССР, 1935, 1, 159—161.
- Асратян Э. А. Некоторые наблюдения над собаками, лишенными коры большого мозга. Физиологический журнал СССР, 1938, 24, 36—42.
- Асратян Э. А. К вопросу о локализации центральной части рефлекторной дуги двигательного оборонительного условного рефлекса. В кн.: Физиология центральной нервной системы. М., 1953, стр. 131.
- Асратян Э. А. Лекции по некоторым вопросам нейрофизиологии. М., 1959.
- Асратян Э. и Алексанян А. Условнорефлекторная деятельность у черепах без больших полушарий и без промежуточного мозга. Физиологический журнал СССР, 1933, 16, 887—891.
- Афанасьев М. Е. Условнорефлекторная деятельность собаки без полушарий головного мозга. Вестник АМН СССР, 1946, 5, 57—58.
- Бабкин Б. П. Опыт систематического изучения сложнонервных (психических) явлений у собаки. Дисс. СПб., 1904.
- Бабкин Б. П. К характеристике звукового анализатора собаки. Труды Общества русских врачей в СПб. СПб., 1910, 77, 197.
- Бабкин В. П. Дальнейшие исследования нормального и поврежденного звукового анализатора собаки. Труды Общества русских врачей в СПб. СПб., 1911, 78, 249.
- Багрянский В. И. К характеристике вегетативных рефлексов у бесполушарных голубей. В кн.: Проблемы сравнительной фи-

физиологии  
стр. 251—  
Бабкин С.  
акции на  
и перифе  
1935, стр.  
Бару А. В.  
сы сравн  
деятельно  
Батуев А.  
ния перел  
кошек. Тр  
Л., 1962,  
Баян дуров  
1949.  
Беленков  
больших  
рефлекс.  
1950, 29.  
Беленков  
больших  
тельный  
медицины.  
Беленков  
ных коры  
1953.  
Беленков  
рий (неок  
1954, 40, 2  
Беленков  
ных посл  
шей нервн  
Беленков  
шенных в  
деятельно  
Беленков  
рефлексах  
кортекса).  
Л., 1959,  
Беленков  
больших  
логический  
Беленков  
нальной с  
сы докла  
довщине  
Беленков  
возбужде  
высшей н  
Беленков  
ные связ  
больших  
и медици



- физиологии и патологии нервной деятельности. Л., 1958, стр. 251—256.
- Б а л а к и н С. Экспериментальная диссоциация целой условной реакции на отдельные компоненты. В кн.: Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности. Горький, 1935, стр. 379—413.
- Б а р у А. В. Временные связи у круглоротых и рыб. В кн.: Вопросы сравнительной физиологии и патологии высшей нервной деятельности. Л., 1955, стр. 92—101.
- Б а т у с в А. С. Двигательные условные рефлексы после разобщения переднего и заднего отделов коры больших полушарий у кошек. Труды Института физиологии имени И. П. Павлова. Л., 1962, 10, 3—12.
- Б а я н д у р о в Б. И. Трофическая функция головного мозга. М., 1949.
- Б е л е н к о в Н. Ю. Условные рефлексы у кошек, лишенных коры больших полушарий. Сообщение 1. Условный оборонительный рефлекс. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1950, 29, 2, 100—103.
- Б е л е н к о в Н. Ю. Условные рефлексы у кошек, лишенных коры больших полушарий. Сообщение 2. Условный пищевой двигательный рефлекс. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1950, 29, 3, 182—185.
- Б е л е н к о в Н. Ю. Сложная нервная деятельность кошек, лишенных коры больших полушарий (неокортекса). Дисс. докт. Л., 1953.
- Б е л е н к о в Н. Ю. К методике удаления коры больших полушарий (неокортекса) у кошек. Физиологический журнал СССР, 1954, 40, 2, 230—232.
- Б е л е н к о в Н. Ю. О функции некоторых анализаторов у животных после удаления коры больших полушарий. Журнал высшей нервной деятельности. 1957, 7, 2.
- Б е л е н к о в Н. Ю. Сложные безусловные рефлексы у кошек, лишенных коры больших полушарий. Журнал высшей нервной деятельности, 1957, 7, 2, 299—305.
- Б е л е н к о в Н. Ю. Об ориентации в пространстве и ситуационных рефлексах у кошек, лишенных коры больших полушарий (неокортекса). В кн.: Некоторые вопросы современной физиологии. Л., 1959, 123—128.
- Б е л е н к о в Н. Ю. и С м е т а н к и н Г. Н. К вопросу о роли коры больших полушарий в регуляции кровяного давления. Физиологический журнал СССР, 1960, 46, 10, 1218—1223.
- Б е л е н к о в Н. Ю. и У л ь я н о в М. Ю. К вопросу о функциональной структуре условнорефлекторной временной связи. Тезисы докладов научной конференции, посвященной 110-летию годовщине со дня рождения И. П. Павлова. Рязань, 1959, 25—26.
- Б е л е н к о в Н. Ю. и Ч и р к о в В. Д. Об иррадиации стрихнинного возбуждения, вызванного в коре больших полушарий. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 512—521.
- Б е л е н к о в Н. Ю., П о т о р е й к о Г. и С т а р ц е в а Р. Временные связи дыхательного аппарата у кошек, лишенных коры больших полушарий. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1956, 2, 17, 41—20.



- Беленков Н. Ю., Сметанкин Г. Н., Азолов В. В. и Гунин Г. П. Методика локального холодового исключения коры больших полушарий. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1958, № 2, 45, 121—123.
- Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961.
- Бехтерев В. М. О возбудимости двигательных центров мозговой коры у новорожденных щенят. Врач, 1886, 34, 609—610.
- Бехтерев В. М. О корковом зрительном центре. Обзорение психиатрии, невропатологии и экспериментальной психологии, 1901, 8, 575—579.
- Бехтерев В. М. Основы учения о функциях мозга. Вып. 7, СПб., 1907.
- Бехтерев В. и Миславский Н. Bechterev V. u. Mis-lavski N. Über den Einfluss der Gissshirnrinde auf den Blut-druck und die Herztätigkeit Neurol. Z., 1886, Bd. 5, 193.
- Бехтерев В. и Миславский Н. Bechterev V. u. Mis-lavsky N. Zu zur frage über die centrale und perifere Inei-vation des Magens. Arch., 1889, Suppl. 5, 243.
- Бирюков Д. А. Роль торможения в эволюции высшей нервной деятельности. Ученые записки II Московского медицинского института. 1951, 1, 20—26.
- Бирюков Д. А. К сравнительной физиологии и патологии услов-ных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1952, 4, 518—534.
- Бирюков Д. А., Шляфер Т. П. и Яковлева М. И. Услов-норефлекторные изменения дыхания на фоне сонного тормо-жения. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 1, 22—29.
- Братусь Н. В. Некоторые данные о характере представительства внутренних органов в коре головного мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1958, 45, 6, 3—6.
- Бронштейн А. И. и Петрова Е. П. Исследование звукового анализатора новорожденных и детей раннего грудного возрас-та. Журнал высшей нервной деятельности, 1952, 3, 333—343.
- Булыгин И. А. Кортиковая регуляция движений желудка и кор-ковая рецепция импульсов с него после удаления премоторной зоны. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1941, 11, 173—176.
- Булыгин И. А. Исследование закономерностей и механизмов интероцептивных рефлексов. Минск, 1959.
- Бурмакин В. А. Процесс обобщения условного звукового реф-лекса у собаки. Дисс., СПб., 1909.
- Быков К. М. Свойство отдельных компонентов сложного синте-тического раздражителя. Труды физиологических лабораторий академика И. П. Павлова. М.—Л., 1926, 1, 161—165.
- Быков К. М. Кора головного мозга и внутренние органы. М.—Л., 1947.
- Быков К. М. и Курцин И. Т. Кортико-висцеральная патоло-гия. Л., 1960.
- Вакслейгер Г. А. Особенности регуляции дыхания у собак с удаленной корой головного мозга. В кн.: Физиология и пато-логия регуляции дыхания и кровообращения. Куйбышев, 1957, стр. 104—111.

Вакслейгер Г. А. Головного мозга. Некоторые данные о характере представительства внутренних органов в коре головного мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1958, 45, 6, 3—6.

Васильев М. И. Шечника. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1949, 27, 173—176.

Васильев М. И. Труды физиологических лабораторий академика И. П. Павлова. М.—Л., 1926, 1, 161—165.

Васильев М. И. Влияние пороговой деятельности на ритмическую деятельность. И. П. Павлов. Труды физиологических лабораторий академика И. П. Павлова. М.—Л., 1926, 1, 161—165.

Ведяев Ф. П. Раздражители. В кн.: Исследования по физиологии и патологии высшей нервной деятельности. 1959, стр. 42.

(Вендерович Корткален Р. Psychol. Neurol. Volzhina N. удаленными АМН СССР Волохов А. А. сти. М.—Л., Волохов А. А. тельности в о ций. М.—Л., Волохов А. А. витие вегета тельного усл ряду животн 9, 3, 420—422.

Воробьева В. ве подкрепл корковой об университета Воронин Л. нервной дея Воронин Л. ний. Журн 569—577.

Воронин Л. и др. К во ции электри лексы. Тези блеме высш Воронцов Д. Журнал вы Воскресенс вание пчел.



- Вакслейгер Г. А. О формах регулирующего влияния коры головного мозга на деятельность подкорковых центров. В кн.: Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии. Куйбышев, 1958, 23—30.
- Василевская Н. Е. Условные рефлексы с хеморецепторов кишечника. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1949, 27, 170—174.
- Васильев М. Ф. О дыхательном компоненте условных рефлексов. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М.—Л., 1945, 12, 214—223.
- Васильев М. Ф. К проблеме «коры» и «подкорки». Сообщение 1. Влияние поражения зрительных бугров на высшую нервную деятельность. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М.—Л., 1949, 16, 268—285.
- Ведяев Ф. П. К физиологии условных рефлексов на комплексные раздражители у рыб. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 604—611.
- Ведяев Ф. П. О соотношении вегетативных и соматических реакций при раздражении некоторых подкорковых образований. В кн.: Исследования по эволюции нервной деятельности. Л., 1959, стр. 42.
- (Вендерович Е.) Wenderowicz E. Sind die Sensorischen Kortikalen Projektions zonen Kompakt oder diffus. Mntschr. Psychol. Neurolog., 1933, 85, 145—165.
- Волжина Н. С. Условнорефлекторная деятельность собак с удаленными подкорковыми ядрами. Аннотации научных работ АМН СССР за 1956 г. М., 1958, 1, 29—30.
- Волохов А. А. Закономерности онтогенеза нервной деятельности. М.—Л., 1951.
- Волохов А. А. Вопросы сравнительного изучения нервной деятельности в онтогенезе. В кн.: Эволюция физиологических функций. М.—Л., 1960, стр. 52—62.
- Волохов А. А., Никитина Г. М. и Новикова Е. Г. Развитие вегетативных компонентов ориентировочного и оборонительного условного рефлексов в онтогенезе в сравнительном ряду животных. Журнал высшей нервной деятельности, 1959, 9, 3, 420—428.
- Воробьева В. Опыт образования условного рефлекса на основе подкрепления прямым электрическим раздражением подкорковой области. Сборник научных работ студии Ростовского университета. Ростов-на-Дону, в. 1, 1949, стр. 103.
- Воронин Л. Г. Лекции по сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. М., 1957.
- Воронин Л. Г. К вопросу о механизмах произвольных движений. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 569—577.
- Воронин Л. Г., Гусельникова К. Г., Иорданис К. А. и др. К вопросу о влиянии раздражения ретикулярной формации электрическим током на пищедобывательные условные рефлексы. Тезисы и рефераты докладов 19-го совещания по проблеме высшей нервной деятельности. Л., 1960, 1, 82.
- Воронцов Д. С. Что собой выражает электроэнцефалограмма? Журнал высшей нервной деятельности, 1960, 10, 1, 42—52.
- Воскресенская А. К., Лопаткина Н. Г. Дифференцирование пчелами условных раздражителей по цвету и запаху.



- Труды Института физиологии имени И. П. Павлова. М.—Л., 1, 141—156.
- Гавличек В. Электроэнцефалографическая характеристика условнорефлекторной оборонительной доминанты. Физиологический журнал СССР, 1958, 44, 4, 305—315.
- Газа Н. К. Изменение высшей нервной деятельности и желчеобразования у собак при экспериментальном холецистите. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1957, 43, 4, 45—49.
- Гамбарян Л. С. О функциональной и анатомической структуре условного двигательного рефлекса. Ереван, 1959.
- Горшков Я. П. О центрах вкуса и обоняния в мозговой коре. Дисс. СПб., 1901.
- Гринштейн А. М. Пути и центры нервной системы. М., 1946.
- Губин А. Ф. и Смараглова Н. П. Направляющее действие ароматической подкормки. Зоологический журнал, 1940, 19, 5, 790—800.
- Гуляева Л. Н. Изменение сложнорефлекторной фазы желудочной секреции при патологии высшей нервной деятельности, вызванной сшибкой интероцептивных условных рефлексов. Труды Института физиологии имени И. П. Павлова. М.—Л., 1954, 19, 3—31.
- Гунин В. И. Об изменениях высшей нервной деятельности при экстирпации коркового конца зрительного анализатора. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 872—880.
- Гусельников В. И. О некоторых особенностях условнорефлекторной деятельности рыб. Физиологический журнал СССР, 1952, 38, 5, 612—618.
- Данилевский В. Я. Исследования по физиологии головного мозга. М., 1876.
- Данилов И. В. Об одной американской попытке ревизовать учение И. П. Павлова. Физиологический журнал СССР, 1952, 38, 3, 368—375.
- Данилов И. В. О суммационных явлениях в спинномозговых центрах лягушки. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1953, 35, 5, 8—11.
- Дедабришвили Ц. М. К вопросу о корковой регуляции дыхания у собак. Труды Института физиологии АН Грузинской ССР. Тбилиси, 1956, 10, 189—225.
- Делов В. Е. Биоэлектрические явления в коре головного мозга новорожденных животных. Труды Института имени В. М. Бехтерева. Л., 1947, 18, 66—67.
- Демидов В. А. Условные (слюнные) рефлексы у собаки без передних половин обоих полушарий. Дисс. СПб., 1909.
- Денисова М. П. и Фигурин Н. Л. Опыт рефлексологического изучения новорожденного. В кн.: Новое в рефлексологии и физиологии нервной системы. Л.—М., 1925, стр. 154—164.
- Дерябин В. С. Влияние повреждения *thalamus optici* и гипоталамической области на высшую нервную деятельность. Физиологический журнал, СССР, 1946, 32, 533—548.
- Джалагония Ш. Л., Лагутина Н. И. К анализу морфологической основы условных пищевых двигательных рефлексов у низших обезьян. Тезисы докладов и рефераты 19-го Совещания по проблеме высшей нервной деятельности. Л., 1960, стр. 116—117.



- Дзидзишвили Н. Н. Некоторые опыты по физиологии больших полушарий. В кн.: Проблемы современной физиологии нервной и мышечной систем. Тбилиси, 1956, стр. 99—114.
- Дзидзишвили Н. Н. и Нуцубидзе М. А. О месте замыкания временных нервных связей. Тезисы докладов 8-го Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов. М., 1955, стр. 213—214.
- Емельянова Т. М. Изменения дыхания у собак при раздражении коры больших полушарий головного мозга прерывистым индукционным током различной силы в острых опытах. В кн.: физиология и патология регуляции дыхания и кровообращения. Куйбышев, 1957, стр. 172—180.
- Ефимова Е. К. О влиянии раздражения и разрушения ядер ретикулярной формации на образование временных связей в коре больших полушарий. Ученые записки Горьковского медицинского института имени С. М. Кирова, 1961, 12, 57—61.
- Жуковский М. Н. О влиянии мозговой коры и подкорковых узлов на дыхание. Дисс., СПб., 1898.
- Зворыкин В. П. Морфологические основы различий в остроте слуха собаки и обезьяны. Успехи современной биологии, 1957, 44, 3, 349—361.
- Зеленый Г. П. Материалы к вопросу о реакции собаки на звуковые раздражения. Дисс. СПб., 1907.
- Зеленый Г. П. Собака без полушарий головного мозга. Труды Общества русских врачей. 1911—1912, 79, 50; 147.
- Зеленый Г. П. Результаты удаления мозговых полушарий. Медико-биологический журнал, 1930, 1—2, 3—18.
- Зеленый Г. П., Кадиков Б. И. Условные рефлексы у собаки после экстирпации мозговой коры. Экспериментальная медицина, 1938, 3, 31—34.
- Зеленый Г. П. и Руковяткина А. К. К физиологии звукового рецептора. Русский физиологический журнал, 1925, 8, 133—134.
- Зубков А. А. и Мариц А. М. Неспецифическое растормаживание условных рефлексов при раздражении растрального отдела ретикулярной формации ствола головного мозга. Тезисы и рефераты докладов 19-го Совещания по проблеме высшей нервной деятельности. Л., 1960, стр. 138—139.
- Зубков А. А., Поликарпов Г. Г. Условный рефлекс у кишечнораотового животного. Успехи современной биологии, 1951, 32, 301—302.
- Зурабашвили А. Д. О центрэнцефалической теории и некоторых наших данных о развитии ядер зрительных бугров человека. Журнал невропатологии и психиатрии, 1957, 57, 6, 701—705.
- Калинина Е. И. Особенности становления пищевой условнорефлекторной деятельности в раннем онтогенезе у кролика в связи с изменением структуры неокортекса. Тезисы и рефераты 19-го Совещания по проблемам высшей нервной деятельности. Л., 1960, 1, 153—155.
- Калинина Т. Е. Влияние удаления слуховой и смежных областей коры на звуковые условные рефлексы. Материалы 2-й Поволжской конференции физиологов, биохимиков, фармакологов. Казань, 1961, стр. 232—233.



- Калинина Т. Е. Влияние удаления слуховой и смежных областей коры полушарий на звуковые условные рефлексы. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 4, 720—726.
- Кармян А. И. Эволюция функций мозжечка и больших полушарий головного мозга Л., 1956.
- Кваталиани Г. С. Влияние экстирпации лобных долей головного мозга на кровяное давление животных в норме и при экспериментальных гипертензиях. Труды Института клинической и экспериментальной кардиологии АН Грузинской ССР, Тбилиси, 1954, 3, 232.
- Коган А. Б. Электрофизиологическое исследование центральных механизмов некоторых сложных рефлексов. М., 1949.
- Коган А. Б. Об электрофизиологических показателях возбуждения и торможения в коре головного мозга. Физиологический журнал СССР, 1958, 44, 9, 810—819.
- Коган А. Б. О структуре замыкательного аппарата условного рефлекса. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 4, 651—659.
- Коган А. Б., Иванникова Т. В. Зрительные условные рефлексы кошек с удаленными в раннем возрасте затылочными долями больших полушарий. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1955, 39, 3, 6—9.
- Комендатова А. Л. Роль премоторной зоны в регуляторной функции коры головного мозга. Тезисы докладов 5-го совещания по физиологическим проблемам. М.—Л., 1939, 44—44.
- Конорский Ю. Выступления в дискуссии. В кн.: Энцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, стр. 39.
- Корейша Л. А. О роли коры и гипоталамической области больших полушарий мозга в регуляции функции сердечно-сосудистой системы человека. Терапевтический архив, 1940, 18, 247—247.
- Корнева Е. А. К физиологии сердечных условных рефлексов у собак. В кн.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности. Л., 1958, 27—37.
- Костенецкая Н. А. Участие сетчатого образования в условно-рефлекторной регуляции общего тонуса коры больших полушарий. Материалы 1-й научной конференции, посвященной проблеме физиологии, морфологии, фармакологии и клиники ретикулярной формации головного мозга. М., 1960, стр. 64—66.
- Красногорский Н. И. Развитие учения о физиологической деятельности мозга у детей. Л., 1939.
- Красногорский Н. И. Некоторые итоги применения и развития учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности в педиатрической клинике. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 6, 793—806.
- Крепс Е. М. О реакции асцидий на внешние раздражения. Архив биологических наук, 1925, 25, 197—226.
- Крылов О. А. Особенности условнорефлекторной деятельности декортицированных кроликов. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1959, 48, 12, 3—8.
- Кряжев В. Я. Ассоциативные рефлексы коры больших полушарий головного мозга. Природа, 1938, 4, 44—50.
- Кряжев В. Я. и Цинда Н. И. О нарушениях функции зрительного анализатора при двустороннем удалении затылочных



- долей больших полушарий мозга собаки. Журнал высшей нервной деятельности, 1955, 5, 1, 110—123.
- Кудрин А. Н. Условные рефлексы у собак при удалении задних половин больших полушарий. Дисс. СПб., 1910.
- Кулланда К. М. О представительстве внутренних органов в коре головного мозга и мозжечка кошек и собак. Сообщение 1. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1957, 43, 5, 3.
- Купалов П. С. Первоначальное обобщение и последующая специализация кожных условных раздражителей. Архив биологических наук, 1915, 19, 1, 21—57.
- Купалов П. С. Условные невротические рефлексы. Архив биологических наук, 1941, 61, 3—14.
- Купалов П. С. Физиологическое изучение высших проявлений жизненной деятельности животных. Клиническая медицина, 1946, 24, 12, 3—14.
- Купалов П. С. О механизме замыкательной функции головного мозга. Физиологический журнал СССР, 1947, 33, 699—708.
- Купалов П. С. О механизме процесса условного возбуждения. Физиологический журнал СССР, 1949, 35, 582—586.
- Купалов П. С. О корковом представительстве безусловных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 822—826.
- Купалов П. С. Общие результаты изучения процессов торможения в коре больших полушарий. Журнал высшей нервной деятельности, 1955, 5, 2, 156—172.
- Купалов П. С. Некоторые данные по проблеме образования временных связей. В кн.: Гагские беседы. 1960, 3, 9—19.
- Купалов П. С. Некоторые нормальные и патологические свойства нервных процессов головного мозга. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 5, 769—775.
- Купалов П. С. Учение о рефлексе и рефлекторной деятельности и перспективы его развития. Вопросы психологии. М.—Л., 1962, 4, 9—35.
- Купалов П. С., Ярославцева О. П. Условные и безусловные слюноотделительные рефлексы при подкреплении непосредственным введением пищи в рот. Тезисы докладов 15-го Международного конгресса физиологов. М.—Л., 1935, 229—229.
- Кураев С. П. Исследование собак с нарушенными передними долями больших полушарий в позднейший послеоперационный период. Дисс. СПб., 1912.
- Лагутина Н. И. Электрическое раздражение подкорковой области с помощью хронически вживленных электродов как сигнал условных рефлексов. Известия АН СССР, серия биологическая, 1949, 5, 548—559.
- (Лебединская С. И. и Розенталь Д. С.) Lebedinskaja S. I., Rosental J. S. Reactions of a dog after removal of the cerebral hemispheres. Brain, 1935, 58, 412—419.
- Лебединская С. И., Розенталь Д. С. Влияние на условные рефлексы последовательного удаления коры больших полушарий собаки. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М.—Л., 1938, 8, 463—482.
- Ливанов М. Н. О ритмических раздражениях и взаимоотношениях полей в коре головного мозга. Сообщение 1-е и 2-е. Физиологический журнал СССР, 1940, 28, 172—194.



- (Ливанов М. Н.). Liwanow M. N. Concerning the establishment of temporary connection. В кн.: The Moscow colloquium on EEG of higher nervohs. Activity EEG clin. Neurophysiol, 1960, suppl., 13, 185.
- Ливанов М. Н., Королькова Т. А. Влияние неадекватного раздражителя коры индукционным током на биоэлектрические ритмы коры и условнорефлекторную деятельность. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 3, 332—346.
- Ливанов М. Н., Поляков К. Л. Электрические процессы в коре головного мозга кролика при выработке оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель. Известия АН СССР, серия биологическая, 1945, 3, 286—307.
- Ливанов М. Н., Рябиновская А. М. К вопросу о локализации изменений в электрических процессах коры головного мозга кролика при становлении оборонительного условного рефлекса на ритмический раздражитель. Физиологический журнал СССР, 1947, 33, 523—534.
- Ливанов М. Н., Королькова Т. А. и Френкель Г. М. Электрофизиологические исследования высшей нервной деятельности. Журнал высшей нервной деятельности. 1951, 1, 4, 521—538.
- Линдберг А. А. К вопросу об анатомическом субстрате условных рефлексов. Тезисы докладов 9-го совещания по физиологическим проблемам. М.—Л., 1941, стр. 54—56.
- Личкус К. Б. К вопросу о локализации внутривенного (интероцептивного) анализатора в коре головного мозга у собак. В кн.: Вопросы физиологии и патологии нервной системы. Без места. 1958, стр. 17—19.
- Лишак К., Граштьян Э. Изменения электрической активности гиппокампа при образовании условных рефлексов. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, стр. 255—262.
- Лобанова Л. В. Влияние экстирпации коры одного или обоих полушарий головного мозга на интероцептивный условный рефлекс у собак. Тезисы докладов 9-го съезда Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. М.—Минск, 1959, 1, 277—278.
- Лобашев М. Е., Иванова П. Г. Некоторые закономерности онтогенетической адаптации. Доклады Академии наук СССР, 1947, 58, 127—130.
- Лю Ши-юй. О наличии двух типов изменения ЭЭГ при раздражении рецепторов внутренних органов. Физиологический журнал СССР, 1957, 43, 12, 1141—1148.
- Маковский И. С. Звуковые рефлексы при удалении височных областей больших полушарий у собак. Дисс. СПб., 1908.
- Мартинек З. Р. Изменения слюноотделительных рефлексов в результате разрушения коры одного полушария. Дисс. Л., 1955.
- Матеев Д. Критика современных взглядов на ретикулярную формуляцию и электроэнцефалическую систему. В кн.: Вопросы диалектического материализма в теоретической медицине. Л., 1962, стр. 179—195.
- Матросова Е. М. О влиянии удаления различных участков коры больших полушарий на двигательную активность большой и малой кривизны желудка. В кн.: Вопросы клинической физиологии. М.—Л., 1958, стр. 472—483.



- Меринг Т. А. Локализация замыкания условных рефлексов на звуковые раздражители. Тезисы докладов 9-го Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. М.—Минск, 1959, 1, 295—296.
- Мирзоянц Н. С. К исследованию биотоков мозга детей в раннем онтогенезе. В кн.: Структура и функция анализаторов человека в онтогенезе. М., 1961, стр. 184—192.
- Мусящикова С. С. К анализу влияний нарушения центральной нервной системы на интероцептивные рефлексы. О механизме изменения интероцептивных рефлексов после децебрации. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1954, 37, 1, 13—18.
- Нарикашвили С. П. О корковой регуляции функций ретикулярных образований головного мозга. Успехи современной биологии, 1961, 52, 7, 257—273.
- Наумова Т. С. О движении нервных процессов при замыкании временной связи. Физиологический журнал, 1956, 42, 8, 695—703.
- Несмеянова Т. Н. и Шамарина Н. М. К характеристике рефлекторной деятельности перерезанного спинного мозга. Доклады Академии наук СССР, 1954, 97, 3, 547—549.
- Николаева Н. И. О временных связях, образуемых на прямое электрическое раздражение подкорковых отделов мозга. Тезисы докладов и сообщений на 9-й конференции филиала Юго-Востока РСФСР. Ростов-на-Дону, 1949, стр. 64.
- Николаева Н. И. Об изменениях возбудимости корковых пунктов, участвующих в образовании условных рефлексов. Тезисы докладов и рефераты 16-го Совещания по проблемам высшей нервной деятельности. М.—Л., 1953, стр. 159—160.
- Николаева Н., Рожанский Н. О пути проведения условного рефлекса. В кн.: Проблемы нервной физиологии и поведения. Тифлис, 1936, стр. 173—185.
- Новикова Л. А., Русинов В. С. и Семиохина А. Ф. Электрофизиологический анализ функции замыкания в коре больших полушарий головного мозга кролика при наличии доминантного очага. Журнал высшей нервной деятельности, 1952, 2, 6, 844—861.
- Нуцубидзе М. А. и Орджоникидзе Ц. А. Поведенческие реакции кошек после удаления новой коры. Тезисы докладов 9-го съезда Всесоюзного общества физиологов, биохимиков и фармакологов. М.—Минск, 1959, 1, 314—314.
- Нуцубидзе М. А. и Орджоникидзе Ц. А. Роль новой коры в эмоциональных реакциях кошки. Сообщение АН Грузинской ССР, 1959, 23, 187.
- Образцова Г. А. Возникновение и развитие условнорефлекторной деятельности в онтогенезе у кролика. Труды Института физиологии имени И. П. Павлова. М.—Л., 1952, 1, 166—177.
- Орбели Л. А. Условные рефлексы с глаза у собаки. Дисс. СПб., 1908.
- Орбели Л. А. Вопросы высшей нервной деятельности. М.—Л., 1949.
- Орджоникидзе Ц. А. и Нуцубидзе М. А. Роль старой коры в эмоциональных реакциях кошки. Труды Института физиологии АН Грузинской ССР. Тбилиси, 1961, 12, 95—105.



- Орлов И. В. Об участии ретикулярных формаций таламуса и ствола мозга в проведении афферентных импульсов от интерорецепторов матки. Материалы 1-й Научной конференции, посвященной проблеме физиологии, морфологии, фармакологии и клиники ретикулярной формации головного мозга. М., 1960, стр. 89—91.
- Остроумов Н. А. Об изменении возбудимости дыхательного центра кошек после удаления коры одного и обоих больших полушарий головного мозга в острых опытах. В кн.: Некоторые вопросы физиологии, клиники и морфологии. Куйбышев, 1958, стр. 172—183.
- Павлов Б. В. и др. К вопросу о соотношении между структурой головного мозга и высшей нервной деятельностью позвоночных в сравнительном аспекте. В кн.: Структура и функция нервной системы. М., 1960, стр. 54—56.
- Павлов И. П. Полное собрание сочинений. Т. 4. М.—Л., 1951.
- Павлович Е. С. Об анатомо-гистологических изменениях головного мозга кошек после оперативного удаления у них неокортекса. В кн.: Ежегодник Института экспериментальной медицины. Л., 1956, стр. 58—61.
- Павлыгина Р. А. и Позднякова Р. А. Создание доминантного очага в двигательном анализаторе пульсирующим постоянным током. Труды Института высшей нервной деятельности. Серия физиологическая, 1960, 5, 49.
- Панкратов М. А. К образованию условных рефлексов у кошки без больших полушарий головного мозга. Известия Научного института имени Лесгафта, 1938, 21, 279—285.
- Панкратов М. А. Наблюдения над кошками без больших полушарий. Известия Научного института имени Лесгафта, 1938, 21, 251—267.
- Пенчик А. С. Онтогенетическое развитие биоэлектрической деятельности и клеточного строения мозговой коры. Труды Института мозга. М., 1940, 5, 273—296.
- Петелина В. В. Об особенностях временных связей у бесполушарных голубей. В кн.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности. Л., 1958, стр. 245—251.
- Пинес Л. Я., Зеликин И. Ю. Микроскопическое строение мозга бесполушарной собаки. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М.—Л., 1938, 8, 483—499.
- Поликанина Р. И. О соотношении вегетативных и соматических компонентов в развитии оборонительного условного рефлекса у недоношенных детей. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 1, 71—80.
- (Полтырев С. С., Алексеев В. А.) Poltyreff S. S., Alexejeff A. Über die Möglichkeit der Bildung bedingter Reflexe bei Hunden mit extirpierten Hirnrinde von der Hemisphäre gegenüberliegenden Körperoberfläche aus. Z. Biol., 1936, 97, 297—305.
- (Полтырев С. С., Зеленый Г. П.) Poltyreff S. S., Zeliony G. P. Groschirnrinde und Assoziationsfunktion. Z., Biol., 1930, 90, 157—160.
- Поляков Г. И. О соотношениях основных типов нейронов в коре мозга человека. Журнал высшей нервной деятельности, 1956, 6, 3, 469—478.

Попов Н. С.  
животных  
Рабинович  
коры дз  
оборонит  
деятельно  
Рабинович  
различны  
условно  
1961, 11,  
Рафики М.  
иния кор  
исследова  
1936, 17,  
Рожански  
нове лок  
связей. А  
Рожански  
1957.  
Розента  
структур  
Ройтбак А.  
лушарий.  
Романовс  
тых тел  
бак. В к  
тельной д  
Русинов Б.  
нения по  
доминант  
нервной  
Саркисов  
Журнал  
Саркисов  
Невролог  
ции коры  
и психиа  
Сахиулин  
собак в  
отрицате  
ренции  
1957, стр  
Сергеев Б.  
Журнал  
Сергиевс  
вотных  
Серков Ф.  
электри  
шая нер  
шения,  
Слоним А.  
питающ  
Сметанк  
полуша  
Физиоло



- Попов Н. Ф. Исследования по физиологии коры головного мозга животных. М., 1953.
- Рабинович М. Я. Электрическая активность отдельных слоев коры двигательного и слухового анализаторов при выработке оборонительных условных рефлексов. Журнал высшей нервной деятельности, 1958, 8, 4, 546—559.
- Рабинович М. Я. Электрофизиологический анализ активности различных слоев коры больших полушарий при формировании условного рефлекса. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 3, 463—473.
- Рафики М. З. Реактивные изменения в организме при экстирпациях коры головного мозга. Труды Физиологического научно-исследовательского института Ленинградского университета. Л., 1936, 17, 17—57.
- Рожанский Н. А. О классификации условных рефлексов на основе локализации места замыкания межнейронных нервных связей. Архив биологических наук, 1941, 61, 3, 104—115.
- Рожанский Н. А. Очерки по физиологии нервной системы. Л., 1957.
- Розенталь И. С. О связи функции коры с ее анатомической структурой. Архив биологических наук, 1941, 61, 3, 88.
- Ройтбак А. И. Биоэлектрические явления в коре больших полушарий. Тбилиси, 1955, ч. 1.
- Романовская Е. А. Влияние повреждения и удаления хвостатых тел на условнорефлекторную деятельность кроликов и собак. В кн.: Центральные и периферические механизмы двигательной деятельности животных. М., 1960, стр. 289—299.
- Русинов В. С. Проблема стационарного возбуждения и изменения постоянного потенциала в коре большого мозга при доминанте и образовании условного рефлекса. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 5, 776—794.
- Саркисов С. А. К итогам дискуссии о локализации функций. Журнал невропатологии и психиатрии, 1957, 57, 6, 681—693.
- Саркисов С. А., Хачатуриан А. А. и Чернышев А. С. Неврологические и морфологические изменения при экстирпации коры полушарий большого мозга у собак. Невропатология и психиатрия, 1940, 9, 6, 89—101.
- Сахиулина Г. Т. Электрическая активность головного мозга собак в процессе образования и упрочения положительных и отрицательных условных рефлексов. Тезисы докладов конференции по вопросам электрофизиологии нервной системы. Л., 1957, стр. 12.
- Сергеев Б. Ф. Образование временных связей у ланцетников. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 757—761.
- Сергиевский М. В. Дыхательный центр млекопитающих животных и регуляция его деятельности. М., 1950.
- Серков Ф. Н. Влияние раздражений внутренних органов на электрическую активность коры головного мозга. В кн.: Высшая нервная деятельность и кортико-висцеральные взаимоотношения, Киев, 1955, стр. 68—83.
- Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.—Л., 1961.
- Сметанкин Г. Н. К вопросу о взаимоотношении коры больших полушарий и гипоталамуса в регуляции кровяного давления. Физиологический журнал СССР, 1961, 47, 9, 1087—1095.



- Снегирев Ю. В. Материалы к учению И. П. Павлова об условных рефлексах. Дисс. СПб., 1911.
- Советов А. Н. Влияние исключения лобных долей на кровяное давление у собак. Журнал высшей нервной деятельности, 1952, 2, 2, 182—190.
- Советов А. Н. Влияние экстирпации зон коркового представительства блуждающих и чревных нервов на интероцептивные условные рефлексы с желудка и кишечника. Тезисы докладов и рефераты 19-го Совещания по проблеме высшей нервной деятельности. Л., 1960, 2, 107—107.
- Солтысик С. Влияние повреждения головы-хвостатого тела на двигательные условные рефлексы (2 типа). В кн.: Центральный и периферический механизмы двигательной деятельности животных. М., 1960, стр. 300—309.
- Сорокина Т. Г., Ходебко М. Т. Об образовании временных связей у кошек, находящихся под неглубоким наркозом. Тезисы докладов 8-й Павловской научной конференции медицинских вузов Ленинграда. Л., 1959, стр. 6—7.
- Сосенков В. А. Об условнорефлекторных изменениях деятельности сердца у кошек, лишенных коры больших полушарий головного мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1959, 112, 8—11.
- Сосенков В. А. К вопросу о пределе дифференцировки звуков различной частоты у декортицированных кошек. Ученые записки Горьковского медицинского института имени С. М. Кирова Горький, 1961, 12, 66—69.
- Сосенков В. А. Условнорефлекторные изменения сердечной деятельности и дыхания у кошек, лишенных коры больших полушарий головного мозга (неокортекса). Дисс. канд. Иваново, 1961.
- Стерлинг К. и Миллер Д. Развитие условных рефлексов у кошек, находящихся под наркозом. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1944, 18, 4—5, 61—64.
- Тимофеев Н. Н. Сравнительнофизиологические данные центральной сигнализации при интерорецептивных раздражениях. В кн.: Эволюция физиологических функций. М.—Л., 1960, стр. 103—109.
- Тишанинова Л. В. Исследование возбудимости и реактивности коры головного мозга кролика в ходе выработки условного оборонительного рефлекса. Труды Института высшей нервной деятельности АН СССР, серия физиологическая. М., 1961, 6, 232—243.
- Толмасская Э. С. К вопросу о корковой локализации висцеральных рецепторных функций. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1948, 26, 413—416.
- Толмасская Э. С. Исследование ассоциативной деятельности головного мозга при разъединении корковых зон. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., 1949, стр. 306—316.
- Толмасская Э. С. и Дыкман Л. М. О роли ретикулярной формации в проведении интероцептивных импульсов. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 1, 161—168.
- Топоркова Л. А. Изменения дыхания при раздражении коры головного мозга у кошек в условиях хронических опытов. В кн.: Физиология и патология регуляции дыхания и кровообращения. Куйбышев, 1957, стр. 181—190.



- Третьяков Д. Тонкое строение остатка мозга у собаки без больших полушарий, оперированной проф. Г. Зеленым. Русский архив анатомии, гистологии и эмбриологии, 1925, 4, 2, 19—44.
- Трофимов Л. Г., Лурье Р. Н., Любимов Н. Н. и др. Исследование электрических явлений в области корковых концев различных анализаторов при выработке оборонительных и пищевых условных рефлексов. Тезисы докладов 8-го Всесоюзного съезда физиологов, биохимиков и фармакологов. М., 1955, стр. 613—615.
- Трофимов Л. Г., Любимов Н. Н., Наумова Т. С. Электрические явления в различных структурах коры и подкорки и их динамика при рефлекторной деятельности. Тезисы докладов Конференции по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы. М., 1958, стр. 127—129.
- Трошихин В. А. Некоторые итоги изучения высшей нервной деятельности в онтогенезе. Труды 15-го Совещания по проблеме высшей нервной деятельности. Л., 1952, стр. 196—208.
- Трошихин В. А. Развитие ориентировочной реакции и становление двигательных условно-оборонительных рефлексов у щенят. Физиологический журнал СССР, 1952, 39, 3, 265—274.
- Тушмалова Н. А. О влиянии гиппокампа на условные рефлексы кроликов. Труды Института высшей нервной деятельности. Серия физиологическая. М., 1961, 6, 203.
- Ульянов М. Ю. Временные связи при прямом раздражении электрическим током головного мозга. Дисс. канд. Горький. 1960.
- Ульянов М. Ю. Вегетативные компоненты временных связей, образуемых в результате прямого раздражения структур мозга. Ученые записки Горьковского медицинского института имени С. М. Кирова, 1961, 12, 62—65.
- Ульянов М. Ю. Элементарные временные связи, образованные сочетанием электрических раздражений различных структур головного мозга. Журнал высшей нервной деятельности, 1962, 12, 3, 540—546.
- Ульянов М. Ю., Кобяков Н. М. Программное электронное устройство для автоматизации опытов по выработке временных связей. Журнал высшей нервной деятельности, 1961, 11, 6, 1134—1136.
- Ухтомский А. А. Доминанта как рабочий принцип нервных центров. В кн.: А. А. Ухтомский. Собрание сочинений. Л., 1950, 1, 163.
- Фанарджян В. В. О рефлекторной деятельности миног. В кн.: Проблемы сравнительной физиологии и патологии нервной деятельности. Л., 1958, стр. 95—103.
- Филимонов И. Н. Эволюция коры больших полушарий и учения И. П. Павлова о высшей нервной деятельности. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 506.
- Филимонов И. Н. Архитектоника коры большого мозга. БМЭ. М., 1957, 2, 852.
- Фролов Ю. П. О дифференцировании световых условных раздражителей у рыб. Русский физиологический журнал, 1926, 9, 113—114.
- Фролов Ю. П., Виндельбанд О. А. Особый случай угасания искусственного условного рефлекса. Архив биологических наук, 1925, 25, 153—166.



- Фурсиков Д. С., Юрман М. Н. Значение коры головного мозга при образовании условных рефлексов. Медико-биологический журнал, 1925, 1—2, 117—124.
- Фурсиков Д. С., Юрман М. Н. Условные рефлексы у собак без одного полушария. Архив биологических наук, 1925, 25, 4—5, 147—152.
- Хананашвили М. М. Дифференцирование положительных условных раздражителей, подкрепляемых однородными безусловными раздражителями. Журнал высшей нервной деятельности, 1955, 5, 4, 565—573.
- Хананашвили М. М. Взаимодействие корковой части зрительного и двигательного анализаторов после перерыва ассоциационных связей неокортекса. Физиологический журнал СССР, 1958, 44, 10, 915—921.
- Хананашвили М. М. Экспериментальное исследование центральных механизмов зрительной функции. Л., 1962.
- Ходебко М. Т., Добролюбов В. Ю. Условные реакции у кошек после удаления коры больших полушарий головного мозга. 28-я Конференция научного студенческого общества Тбилисского медицинского института. Тбилиси, 1960, стр. 46—47.
- Черевков А. О влиянии больших полушарий головного мозга на сердце и сосудистую систему. Дисс. Харьков, 1892.
- Черниговский В. Н. К физиологии интероцепторов. В кн.: Проблемы кортико-висцеральной патологии. М., 1949, стр. 56—72.
- Черниговский В. Н. О корковом представителстве внутренних органов. Доклад на 20-м Международном конгрессе физиологов. Брюссель, 1956, стр. 384—389.
- Черниговский В. Н. Интероцепторы в Брюсселе. М., 1960.
- Чернышев А. С. Материалы морфологического исследования остатков мозга собак при удалении коры полушарий большого мозга. Бюллетень экспериментальной биологии и медицины, 1940, 10, 3, 194—196.
- Чирков В. Д. Об условнорефлекторном сне у нормальных и декортицированных кошек. Ученые записки Горьковского медицинского института имени С. М. Кирова, 1958, 5, 94—96.
- Чирков В. Д. О влиянии возбуждения корковых проекционных зон на процессы десинхронизации электрической активности коры больших полушарий. Материалы 1-й Конференции, посвященной проблеме физиологии, фармакологии и клиники ретикулярной формации головного мозга. М., 1960, стр. 120—121.
- Чирков В. Д. О механизмах иррадиации возбуждения в коре больших полушарий головного мозга. Дисс. канд. Горький, 1961.
- Чугунов С. А. Клиническая электроэнцефалография. М., 1956.
- Швец Т. Б. Медленные электрические процессы в коре головного мозга кролика при замыкании временной связи. Труды Института высшей нервной деятельности АМН СССР (серия физиологическая). М., 1960, 5, 58—69.
- Шелихов В. Н. Электрофизиологическое изучение роли подкорковых образований в генерализации возбуждения в коре больших полушарий. Журнал невропатологии и психиатрии, 1960, 60, 145—149.
- Шлягина Н. И. Развитие биоэлектрической активности коры больших полушарий головного мозга у животных в онтогенезе. Дисс. М., 1960.



Шулейкина К. В. Физиологические особенности проявления сосательного акта у новорожденного ребенка. В кн.: Вопросы физиологии и патологии центральной нервной системы человека и животных в онтогенезе. М., 1961, стр. 18—24.

Шумилина А. И. Сравнительная характеристика электрической активности сетчатого образования и коры головного мозга при выработке условного оборонительного рефлекса. Физиологический журнал СССР, 1959, 45, 1176—1187.

Эльяссон М. Э. Исследование слуховой способности собак в нормальных условиях и при частичном двустороннем удалении коркового центра слуха. Дисс. СПб., 1908.

Яковлева В. В. Экспериментальный невроз при свободной двигательной деятельности собаки. Журнал высшей нервной деятельности, 1951, 1, 6, 840—858.

Ярославцева О. П. О пищевом возбуждении и суммационном рефлексе. Труды физиологических лабораторий имени И. П. Павлова. М., 1949, 15, 17—22.

Adam G. a. Mészáros I. On the interoceptive conditioned cerebral activation of reticular origin. *Electroenceph. Clin. neurophysiol.*, 1962, 14, 106.

Ades H. Connections of the medial geniculate body in the cat. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago*, 1941, 45, 138—144.

Adrian E. Double representation of the feet in the sensory cortex of the cat. *J. Physiol.*, 1940, 98, 16p.

Allen W. Effect of destroying three localized c 16p.—18p. cerebral cortical areas for sound on correct conditioned differential responses of the dog's foreleg. *Amer. J. Physiol.*, 1945, 144, 145—428.

Amassian V. Cortical representation of visceral afferents. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 433—444.

Amassian V. Fiber groups and spinal pathways of cortically represented visceral afferents. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 445—460.

Anand B. a. Dua S. Circulatory and respiratory changes induced by electrical stimulation of limbic system (visceral brain) *J. Neurophysiol.*, 1956, 19, 393—400.

Anand B., Dua S., Chhina G. Changes in visceral and metabolic activities after frontal and temporal lobe lesions. *Indian. J. Med. Res.*, 1957, 45, 345.

Babkin B., Kite W. Central and reflex regulation of motility of pyloric antrum. *J. Neurophysiol.*, 1950, 13, 321—334.

Bach L. Relationships between bulbar respiratory vasomotor and somatic facilitatory and inhibitory areas. *Amer. J. Physiol.*, 1952, 171, 417—435.

Bard Ph. Studies on the cerebral cortex. *Arch. Neurol. Psychiat. (Chicago)*, 1933, 30, 40.

Bard Ph. On emotional expression after decortication with some remarks on certain theoretical views. *Psychol. Rev.* 1934, 41, 309.

Bard Ph., Mountcastle V. Some forebrain mechanisms involved in expression of rage with special reference to suppression of angry behavior. The frontal lobes Baltimore, 1948, 362—404.

Bard Ph., Rioch D. A study of four cats deprived of neocortex additional portions of the forebrain. *Bull. Johns. Hopk. Hosp.*, 1937, 60, 73.



- Bazett C., Penfield W. A study of the Sherrington decerebrate animal in the chronic as well acute condition. *Brain*, 1922, 45, 185.
- Beck H., Doty R., Kooli K. Electrocortical reactions associated with conditioned flexion reflexes. *Electroenceph clin. Neurophysiol.*, 1958, 10, 279—289.
- Benjamin R., Pfaffman G. Cortical localization of taste in albino rat. *J. Neurophysiol.*, 1955, 18, 56—64.
- Bochefontain L. Etude experimentale de l'influence exerce'e par la faradisation de l'ecorte grise du cerveau sur guelque fonctions de la vie organique. *Arch. Physiol. Norm. et Pathol.*, 8 (serie 2), 1876, 140.
- Brady J., Schreiner L., Kling A., Celler J. Subcortical mechanisms in emotional behavior the effect of rhinencephalic injury upon the acquisition and retention of a conditioned avoidansce response in cats. *J. comp. physiol.*, 1954, 47, 179.
- Brasier M. Long-persisting electrical traces in the men and theyr possible relationship to higher nervous activity. *Moscou colloquium on EEG of Higher nervous Activity. Electroenceph clin. Neurophysiol.*, 1960, Suppl. 13.
- Bremer F. The neurophysiological problem of sleep. В кн.: *Brain mechanisms and consciousness*, Oxford, 1954, 137.
- Bremer F., Dow R. The cerebral area of the cerebral cortex in the cat. A combined oscillographic and Cytoarchitectonic study. *J. Neurophysiol.*, 1939, 2, 308—318.
- Bremer F., Terzuolo C. Contribution a l'etude des mecanismes physiologiques du maintien de l'activite vigile du cerveau. *Arch. int. Physiol.*, 1954, 62, 157—178.
- Brouwer B. Ueber die zentrifugale Becinflussung von zentripetalen System im Zentralnervensystem. *Dtsch. Z. Nervenheilk.*, 1928, 105, 9—21.
- Bull H. (Булл Г.) Сенсорное различение у рыб, исследованное методом условных реакций. *Физиологический журнал СССР*, 1936, 21, 970—971.
- Bull H. Studies on conditioned responses i fishes. *J. Mar. biol. Ass.*, 1936, 21, 1.
- Burns B. *The Mammalian cerebral cortex*. London, 1958.
- Butler R., Diamond J., Neff W. Role of auditory cortex in discrimination of changes in frequency. *J. Neurophysiol.*, 1957, 20, 108—120.
- Campbel A. *Histological studies on lokalization of cerebral functions*. Cambridge, 1905.
- Cardo K. Action de lesions Thalamiques et hipothalamus sur le conditionnement de tonale ches le rat, *J. Physiol. (France)* 1960, 52, 537.
- Chow K., Dement W., Mitchell S. Effects of lesions of the rostral thalamus on brain waves and behavior in cats. *Electroenceph Clin. Neurophysiol.*, 1959, 11, 107—120.
- Cirnu V. Cercetari prinmetoda reflexelor conditionate de aparare la animal hemidecorticate. В кн.: *Studii si cercetari de neurologie* Bucuresti, 1957, 2, 1, 117—133.
- Conel J. *The postnatal development of the human cerebral cortex*. Cambridge, 1939, 1, 102.



- Correll R. The effect of bilateral hippocampal Stimulation on the acquisition and J-extinction Comp. physiol. Psychol. 50 1957, 50, 624—629.
- Culler E., Mettler F. Conditioned behavior in c decorticate dog. J. comp. Psychol., 1934, 18, 291—303.
- Culler E., Mettler F. Observations upon conduct of a thalamic dog. Hearing and vision in decorticated animals. Proc. Soc exp. Biol., 1934, 31, 607—609.
- Davey I., Kaada B., Fulton J. Effect on gastric secretion of frontal lobe stimulation. Ass. Res. Nerv. Ment. Dis., 1950, 29, 67.
- Delgado J., Livingston R. Some respiratory vascular and thermal responses to stimulation of orbital surface of frontal lobe, J. Neurophysiol., 1948, 11, 39—55.
- Дель П. (Dell P.) Выступление в дискуссии. В кн.: Ретикулярная формация мозга. М., 1962, 18, 189.
- Dell P., Olson R. Projections thalamiques, corticales et cerebelleuses des afférences viscérales vagales. C. Soc. Biol., 1951, 145, 1084—1088.
- Dempsey E., Morison R. The production of rhythmically recurrent cortical potentials after localized thalamic stimulation. Amer. J. Physiol., 1941, 135, 293—300.
- Dempsey E., Morison R. The electrical activity of a thalamo-cortical relay system. Amer. J. Physiol., 1943, 138, 283—296.
- Dempsey E., Morison R., Morison B. Some afferent diencephalic pathways related to cortical potentials in the cat, Amer. J. Physiol., 1936, 116, 577.
- Derbyshire A., Rempel B., Forbes A., Lambert E. The effect of anesthetics on action potentials in the cerebral of the cat. Amer. J. Physiol., 1936, 116, 577—596.
- Diamond J., Neff W. Ablation of temporal cortex and discrimination of auditory patterns. J. Neurophysiol., 1957, 20, 300—315.
- Doty R. The role of subcortical structures in conditioned reflexes, Ann. N-Y. Av Acad. Sci., 1961, 92, 939.
- Doty R., Giurgea G. Conditioned reflexes established by coupling electrical excitation of two cortical areas. В кн.: Symposium on brain mechanisms and learning. Oxford, 1961.
- Doty R., Rutledge L. Conditioner reflexes elicited by stimulation of partially isolated cerebral cortex Feder. Proc., 1959, 18, 37—37.
- Doty R., Rutledge L. «Generalization» between cortically and peripherally applied stimuli eliciting conditioned reflexes. J. Neurophysiol., 1959, 22, 428—435.
- Doty R., Beck E., Kooli K. Effect of brain—stem lesions on conditioned responses of cats. Exp. Neurol., 1959, 1, 360.
- Doty R., Rutledge L., Larsen R. Conditioned reflexes established to electrical stimulation of cat cerebral cortex. J. Neurophysiol., 1956, 19, 401—415.
- Durup G., Fessard A. L'electroencephalogramme de l'homme. Ann. psychol., 1935, 36, 1.
- Dusser de Barenne J. Recherches experimentales sur les fonctions du système nerveux central faites en particulier sur deux chats dont le neopallium avait été enlevé. Arch. neeral. Physiol., 1919, 4, 31.



- Dykman R., Gantt W. Relation of experimental tachycardia to amplitude of motor activity and intensity of the motivating stimulus. *Amer. J. Physiol.*, 1956, 185, 495—498.
- Dykman R., Shurrager P. Successive and maintained conditioning in spinal carnivores. *J. comp. physiol. Psychol.*, 1956, 49, 27—35.
- Flechsig P. *Anatomie des menschl.* Leipzig, 1920, Bd. 1.
- Forbes A., Morison B. Cortical response to sensory stimulation under deep barbiturate narcosis. *J. Neurophysiol.*, 1939, 2, 112—128.
- Franziska L. Gewohnheitsbildung und bedingte Reflexe bei Rückemarksfroschen. *Z. vergl. Physiol.*, 1951, 33, 2.
- French J., Magoun H. Effect of chronic lesions central cephalic brain stem of monkeys. *Arch. Neurol., Psychiat. Chicago*, 1952, 68, 591.
- French J., Hernandez-Peon R., Livingston R. Projections from cortex to cephalic brain of monkey. *Arch. Neurol., Psychiat. Chicago*, 1955, 68, 577.
- French J., Verzeano M., Magoun H. An extralemniscal sensory system in the brain. *Arch. Neurol., Psychiat. Chicago*, 1953, 69, 505—518.
- Fritsch G., Hitzig E. Über die elektrische Erregbarkeit des Grosshirns. *Arch. Anat. Physiol., Wissensch. med.*, 1870, 3, 300.
- (Fulton J.) Фултон Д. О функциях мозговой коры. В кн.: Дюссера де Барен Н., Фултон. Д. Функциональная локализация в коре мозга. М.—Л., 1957, стр. 42.
- Fuster J. Tachistoscopic perception in monkeys. *Fed. Proc.*, 1957, 16, 43—43.
- Fuster J. Effect of stimulation of brain stem on tachistoscopic perception. *Science*, 1958, 127, 150—150.
- Galambos R. Electrical correlates of conditioned learning. В кн.: *The central nervous system and behavior*. New York, 1958, 375.
- Gantt W., Hoffmann W. Conditioned cardio-respiratory changes accompanying conditioned food reflexes. *Amer. J. Physiol.*, 1940, 129, 360—361.
- Gantt W., Traugott U. Retention of cardiac salivary and motor conditional reflexes. *Amer. J. Physiol.*, 1949, 159, 569—569.
- Gantt W., Dykman R., Peters W., Harris W., Stephans J. Cardiac conditional reflexes. *Feder. Proc.*, 1962, 11, 601.
- Gastaut H. The neurophysiological basis of conditioned reflexes and behaviour. *Symposium on the neurological basis behaviour*. В кн.: *Ciba foundation*. London, 1958.
- (Gastaut H., Roger A.) Гасто Г., Роже А. Роль «неспецифических» подкорковых образований в условнорефлекторной деятельности. В кн.: *Некоторые вопросы современной физиологии*. Л., 1959, стр. 35—44.
- Girndt O., Lempke H. Über optomotorische Reaktion von Katzen ohne Neocortex. *Pflugers. Arch. ges. Physiol.*, 1937, 239, 549.
- Goltz F. Der Hund ohne Grosshirn. *Pflugers Arch. ges. Physiol.*, 1892, 51, 570.

Grastyan E.  
Green J. A.  
Green J. A.  
Green J. A.  
Green J. A.  
Green J. A.  
Green J. A.  
Le Gros, Clara  
Hebb D. Distinct  
Hernandez-P  
tional role of  
response. Fed.  
Hoff E., Green  
stimulation of  
411—422.  
Holmes B. Nerv  
1901, 37, 1.  
Jasper H. Funct  
Brain mechanis  
401.  
Jasper H., Ric  
ronal discharge  
logical basis of  
John E., Killan  
conditioning in  
252—274.  
John E., Killan  
differential cor  
biological psyc  
Kaada B. Soma  
ponses to elec  
structures in  
1951, 83, suppl  
Kalischer O. Z  
Eine neue Hö  
zur Dressur a  
ber. Pren. Acc  
(Katsuki) Ka  
тия у кошки.  
Knott J., Ingr  
cal lesions on  
psychiat., 196  
Kreindler A.  
oning process



- Grastyan E., Lissak K., Kekesi F. Facilitation and inhibition of conditioned alimentary and defense reflexes by stimulation of the hypothalamus and reticular formation. *Acta physiol. Acad. Sci. hung.*, 1956, 9, 133.
- Green J., Adey W. Electrophysiological studies of hippocampal connections and excitability. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1956, 8, 245—262.
- Green J., Arduini A. Hippocampal electrical activity in arousal. *J. Neurophysiol.*, 1954, 17, 533—557.
- Green J., Machne X. Unit activity of rabbit hippocampus. *Amer. J. Physiol.*, 1955, 181, 219.
- Green J., Shimamoto T. Hippocampal seizures and their propagation. *Arch. Neurol., Psychiat. Chicago*, 1953, 70, 7, 687.
- Le Gros, Clark W. The visual centres of the brain and their connexions. *Physiol., Rev.*, 1942, 22, 205—232.
- Hebb D. Distinctive features of learning in higher animal. *Symposium on brain mechanisms and learning*. Oxford, 1961.
- Hernandez-Peon R., Brust-Carmona H. et al. Functional role of brain-stem reticular system in salivary conditioned response. *Fed. Proc.*, 1956, 15, 91—91.
- Hoff E., Green H. Cardiovascular reactions induced by electrical stimulation of the cerebral cortex. *Amer. J. Physiol.*, 1936, 117, 411—422.
- Holmes B. Nervous system of without a forebrain. *J. Physiol.*, 1901, 37, 1.
- Jasper H. Functional properties of the thalamic reticular system. *Brain mechanisms and consciousness* Springfield., 1954, 347—401.
- Jasper H., Ricci F., Doane B. Patterns of cortical neuronal discharge during conditioned responses in monkeys. *Neurological basis of behaviour*. Boston, 1958, p. 277.
- John E., Killam K. Electrophysiological correlates of avoidance conditioning in the cat. *J. Pharmacol. Exp. Therap.*, 1959, 125, 252—274.
- John E., Killam K. Studies of electrical activity of brain during differential conditioning in cats. В кн.: *Recent advances in biological psychiatry*. New York, 1960, p. 138.
- Kaada B. Somato-motor autonomic and electrocorticographic responses to electrical stimulation of «rhinencephalic» and other structures in primates cat. and dog. *Acta physiol. scandinav.*, 1951, 83, suppl. 24—24.
- Kalischer O. Zur Function des Schlafenlappens des Grosshirns. Eine neue Hörprüfungsmethode bei Hunden, Zugleich ein Beitrag zur Dressur als physiologische Untersuchungsmethode. *Sitzungsber. Preuss. Acad. Wiss.*, 1907, 10, 207.
- (Katsuki) КацукИ Я. Нервный механизм слухового восприятия у кошки. В кн.: *Некоторые вопросы современной физиологии*. М., 1959, стр. 65.
- Knott J., Ingram W., Correll R. Effects of certain subcortical lesions on learning and performance in the cat. *Arch. Neurol. psychiat.*, 1960, 2, 247—259.
- Kreindler A. The role of the reticular formation in the conditioning process. В кн.: *The Moscow Colloquium on EEG of Higher*



- Nervous Activity. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1960, suppl. 13.
- Kremer W. Anatomic and somatic reactions induced by stimulation of the cingular gyrus in dogs. *J. Neurophysiol.*, 1947, 10, 371—379.
- Lassek A. The pyramidal tract. The effect of pre-and postcentral cortical lesions on the fiber components of the pyramids in monkey. *J. nerv. ment. Dis.*, 1942, 95, 721—729.
- Lindgren P. The mesencephalon and the vasomotor system. Stockholm, 1955.
- Lindsley D., Schreiner Z. et al. Behavioral and EEG changes following chronic brain stem lesions in the cat. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1950, 3, 483—498.
- Lissak K., Grastyan E. The significance of activating systems and the hippocampus in the conditioned reflex. *Congr. internat. neurol. Bruxells*, 1957, p. 445.
- Lissák K., Grastyan E. et al. A study of hippocampal function in the waking and sleeping animal with chronically implanted electrodes. *Acta physiol. pharmacol. neerl.*, 1957, 6, 451—459.
- Livingston R. Central Control of receptors and sensory transmissions system. В кн.: *Handbook of Physiology, Neurophysiology*. Washington, 1960, v. 1, 741.
- Lorente de Nó R. Cerebral cortex architecture, intracortical connections, motor projections. В кн.: J. Fulton. *Physiology of the nervous system*. New-York, 1951, 288—330.
- Loucks R. The experimental delimitation of neural structures essential for learning; the attempt to condition striped muscle responses with faradization of the sigmoid gyri. *J. Psychol. Neurol.*, 1935, 1, 5—44.
- MacLean P. The limbic system («visceral brain») and emotional behavior. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1955, 73, 130.
- MacLean P., Flanigan G. et al. Hippocampal function: tentative correlations of conditioning EEG, drug and radioautographic studies. *Yale J. Biol. Med.*, 1955, 28, 380—395.
- Machne X., Segundo J. Unitary responses to afferent volleys in amygdaloid complex. *J. Neurophysiol.*, 1956, 19, 232—240.
- (Магун Н.) Мэгун Г. Бодрствующий мозг. Пер. с англ. М., 1960.
- Mahut H. Effect of subcortical electrical stimulation on learning in the rat. *Amer. Psychologist.*, 1957, 12, 466.
- Markel E., Adám G., Zánosfi E., Schreiber W. Elementary temporary connection on midbrain—animals. *Acta physiologica acad. scien. Hungar*, 1963 (в печати).
- Marquis D. Can conditioned responses be established in the newborn infant? *J. Gen. Psychol.*, 1931, 39, 479.
- (Marquis D., Hilgard E.) Маркис Д. и Хильгард Е. Зрительные условные рефлексy у собак и обезьян, лишенных зрительной области коры. *Физиологический журнал СССР*, 1936, 21.
- Marshall W., Talbot S., Ades H. Cortical response of the anesthetized cat to gross photic and electrical afferent stimulation. *J. Neurophysiol.*, 1943, 6, 1—45.



- Mettler F. On the origin of the fibers in the fibers in the pyramid of the primate brain. *Proc. Soc. exp. Biol.*, 1944, 57, 111—113.
- Mettler F., Mettler C., Culler E. Effects of total removal of the cerebral cortex. *Arch. Neurol. Psychiat.*, 1935, 34, 1238—1249.
- Monakow C. Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die Beziehungen Sehsphäre zu den intra corticalen opticuscentren und zum n. opticus. *Arch. Psychiatr. Nervenkr.*, 1883, 14, 699.
- Morrell F. Some electrical events involved in the formation of temporary connections. В кн.: *Reticular formation of the brain*. London, 1957, p. 545—579.
- Morrell F. Electroencephalographic studies of conditioned learning В кн.: *Central nervous system and behaviour*. New York, 1959.
- Morrell F. Effect of anodal polarization on the firing pattern of single cortical cells. *Ann. N. Y. Acad. Sci. New York*, 1961, 92, 860.
- Morrell F. Electrophysiological contributions to the neural basis of learning. *Physiol. Rev.*, 1961, 41, 3, 443—494.
- (Morrell F.) Моррелл Ф. Данные микроэлектродных исследований и изучения стабильного потенциала, указывающие на локализацию процесса замыкания на дендритах. В кн.: *Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности*. М., 1962, стр. 54—68.
- Morrell F., Jasper H. Conditioning of cortical electrical activity in the monkey. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1955, 7, 461—461.
- Moruzzi G., Magoun H. Brain stem reticular formation and activation of the EEG. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1949, 1, 455—473.
- Munk H. Über die Stirlappen des Grosshirns. *S. B. Prens. Acad. Wiss.*, 1882, 36, 735.
- Munk H. Gessammelte Mitteilungen über die Funktionen der Grosshirnrinde, 1890.
- Myslivec J. The role of the prosencephalon in the development of functions of the organism. В кн.: *Physiologia bohemoslovenica*, 1956, suppl. 5, 47.
- Myslivec J., Hassmannová J., Jilek L. et al. The influence of the elimination of brain cortex on the development of the higher nervous activity. *Plzen. lék. Sbor.*, 1961, suppl. 3, 25.
- Olds J. A preliminary mapping of electrical reinforcing effects in the rat brain. *J. comp. physiol., Psychol.*, 1956, 49, 281—285.
- Olds J. Self-stimulation of the brain. Its use to study local effects of hunger, sex and drugs. *science*, 1958, 127, 315—324.
- Papez J. A proposed mechanism of emotion. *Arch. Neurol. Psychiat. Chicago*, 1937, 38, 725—743.
- (Papez J.) Пейпец Дж. Висцеральный мозг, его строение и связи. В кн.: *Ретикулярная формация мозга*. М., 1962, стр. 520—532.
- Patton H., Amassian V. Cortical projection zone of chorda tympani nerve in cat. *J. Neurophysiol.*, 1952, 15, 245—250.



- Peele T. Cytoarchitectur of individual parietal areas in the monkey (macaca mulatta) and the distribution of the efferent fibers. *J. comp. Neurol.*, 1942, 77, 693—723.
- (Peiper A.) Пейпер А. Особенности деятельности мозга ребенка. Пер. с англ., 1962.
- (Penfield W., Jasper H.) Пенфилд У., Джаспер Г. Эпилепсия и функциональная анатомия глазного мозга человека. Пер. с англ. М., 1958.
- Penfield W., Rasmussen T. The cerebral of men. New York, 1950.
- Polyak S. A contribution to the cerebral representation of the retina. *J. comp. Neurol.*, 1933, 57, 3.
- Pribram K., Weiskrantz L. A comparison of the effects of medial and lateral cerebral resections on conditioned avoidance behavior of mongeys. *J. comp. physiol. Psychol.*, 1957, 50, 74—80.
- Rossi G., Brodal A. Corticofugal fibres to the brain-stem reticular formation. An experimental study in the cat. *J. Anat. London*, 1956, 90, 42.
- (Rossi G., Zanchetti A.) Росси Дж. и Цанкетти А. Ретикулярная формация ствола мозга. Пер. с англ. М., 1960.
- Rothmann M. Über die Ergebnisse der Hörprüfung an dressierten Hunden. *Arch. Anat. Physiol.*, 1908, 1, 103.
- Rothmann H. Zusammenfassender Bericht über den Rothmannchen grosshirnlosen Hund nach klinischer und anatomischer Untersuchung. *Z. ges. Neurol. Psychiat.*, 1923, 18, 247.
- (Sager O.) Загер О. Межуточный мозг. Бухарест, 1962.
- Schaltenbrand G., Cobb S. Clinical and anatomical studies on two cats without neocortex. *Brain*, 1930, 53, 449—488.
- Scharrer E. Mikroskopische Untersuchung der von Girndt und Lempke benutzten Katzen ohne Neocortex. *Pflügers Arch. ges. Physiol.*, 1938, 229, 566.
- Segundo J., Naquet R., Buser P. Effects of cortical stimulation on electrocortical activity in monkeys. *J. Neurophysiol.*, 1955, 18, 235—245.
- Segundo J., Roig A., Sommer-Smith J. Conditioning of reticular formation stimulation effects. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1959, 471—484.
- Shurrager P., Culler E. Conditioning in the spinal dog. *J. exp. Psychol.*, 1940, 26, 133.
- Soltmann O. Über einige physiologische Eigentümlichkeiten des Muskeln und Nerven des Neugeborenen. *Diss. Breclau*, 1877.
- Spelt D. Conditioned responses in the human fetus in utero. *Psychol. Bull.*, 1938, 35, 712.
- Spelt D. The conditioning of the Human Fetus in Utero. *J. Exp. Psychol.*, 1948, 38, 338.
- Spiegel E., Miller H., Oppengeimer M. Forebrain and rage reactions. *J. Neurophysiol.*, 1940, 3, 538.
- Starzl T., Taylor C., Magoun H. Ascending conduction in reticular activating system, with special reference to the diencephalon. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 461—477.



- Taylor-Jones L. A study of behavior in the newborn. *Amer. J. Med. Psychol.*, 1927, 7, 1.
- Ten Cate J. Akustische und optische Reaktionen der Katzen nach teilweisen und totalen Extirpationen des Neopalliums. *Arch. néerl. de physiol.*, 1934, 19, 191.
- Ten Cate J. Bedingte Reflexe bei Hunden nach beiderseitiger Extirpation der Regio occipitalis der Grosshirnrinde. *Arch. néerl. de physiol.*, 1938, 23, 219—253.
- Ten Cate J., Van Gerk A. Beobachtungen an Kaninchen nach Extirpationen im Neopallium. *Arch. néerl. Physiol.*, 1933, 18, 337.
- Tompson R. Function of auditory cortex of cat in frequency discrimination. *J. neurophysiol.*, 1960, 23, 321.
- Tower S. Extrapyramidal action from the cats cerebral cortex; motor and inhibitory. *Brain*, 1934, 59, 408—444.
- Tower S. The pyramidal tract. В кн.: The precentral motor cortex. Urbana, 1944.
- Travis L., Egan J. Conditioning of the electrical response of the cortex. *J. Exp. Psychol.*, 1938, 22, 524.
- Travis Z., Woolsey C. Motor performance of monkeys after belateral partial and total cerebral decortications. *Amer. J. Med.*, 1956, 35, 273.
- Tuge H., Shima J. Defensive conditoned reflex after destruction of the forebrain in pigeons. *J. comp. Neurol.*, 1959, 111, 427—443.
- Tunturi A. Effect of lesions of the auditory and adjucent cortex on conditioned reflex. *J. physiol.*, 1955, 181, 225.
- Uvnäs B. Central cardiovascular control. В кн.: Handbook of physiology. Washington, 1960, 2, 1131—1162.
- Wade M. Behavioral effects of prefrontal lobotomy and circumsection in the monkey (*macaca mulata*). *J. compar. Neurol.*, 1952, 96, 179.
- Walberg F., Brodal A. Pyramidal tract fibres from temporal and occipital lobes. *Brain*, 1953, 76, 491—508.
- Wall P., Davis G. Three cerebral cortical systems affecting autonomic function. *J. Neurophysiol.*, 1951, 14, 507—517.
- Walzl F., Mountcastle V. Projection of vestibular nerve to cerebral cortex of the cat. *Amer. J. Physiol.*, 1949, 159, 595—595.
- Ward A. The cingular gyrus: area 24. *J. Neurophysiol.*, 1948, 11, 13—23.
- Warren J., Akert K. Impaired problem solving by cats with thalamic lesions. *J. comp. physiol. Psychol.*, 1960, 53, 209.
- Woolard H., Harpman J. The control projection of the medial geniculate body. *J. Neurol. Psychiat.*, 1939, 35.
- Woolsey C., Walzl E. Topical projection of nerve fibres from local regions of the cochlea to the cerebral cortex of the cat. *Bull. Johns Hopk. Hosp.*, 1942, 6, 315.
- Yoshii N., Hockaday W. Conditionary of frequency characteristic repetitive EEG response with intermitten photic stimulation. *Electroenceph. clin. Neurophysiol.*, 1958, 10, 487.
- Yoshii N., Ogura H. Studies on the unit discharge of brain stem reticular formation in the cat. *Med. J. Osaka Univ.*, 1960, 11, 1.



- Yoshii N., Yamasaki H. Electroencephalographic studies on delayed and trace conditioned reflexes of defensive movements. Med. J. Osaka Univ., 1959, 10, 185.
- Yoshii N., Pruvot P., Gastaut H. Electrographic activity of the mesencephalic formation during conditioning in the cat. Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1957, 9, 595—608.
- Yoshii N., Matsumoto J., Maeno S., Hasegawa Y., Yamaguchi et al. Conditioned reflex and electroencephalography. Med. J. Osaka Univ., 1958, 9, 353.

Предисловие  
Предисловие  
Простые и  
ванных ж  
Рефлекто  
дистан  
Сложные  
Условные ре  
Двигател  
Пищевые  
Ориентация  
Внутреннее  
Угасатели  
Генерали  
можен  
Морфологиче  
вотных  
К вопросу  
лушари  
Временные с  
Временн  
рально  
Сравнит  
Условны  
Условны  
раннем  
Кора полуш  
ганы  
Влияние  
внутре



## СОДЕРЖАНИЕ

|                                                                                                      |     |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Предисловие от издательства . . . . .                                                                | 5   |
| Предисловие . . . . .                                                                                | 7   |
| Простые и сложные безусловные рефлексы у декортициро-<br>ванных животных . . . . .                   | 11  |
| Рефлекторные реакции декортицированных животных на<br>дистантные и контактные раздражители . . . . . | 13  |
| Сложные безусловные рефлексы . . . . .                                                               | 27  |
| Условные рефлексы у декортицированных животных . . . . .                                             | 37  |
| Двигательные оборонительные рефлексы . . . . .                                                       | 39  |
| Пищевые условные рефлексы . . . . .                                                                  | 54  |
| Ориентация в пространстве бескорковых животных . . . . .                                             | 66  |
| Внутреннее торможение у декортицированных животных . . . . .                                         | 82  |
| Угасательное торможение . . . . .                                                                    | 83  |
| Генерализация раздражителей и дифференцировочное тор-<br>можение . . . . .                           | 89  |
| Морфологические исследования мозга декортицированных жи-<br>вотных . . . . .                         | 110 |
| К вопросу о рассеянных элементах анализаторов коры по-<br>лушарий . . . . .                          | 129 |
| Временные связи в эволюционном аспекте . . . . .                                                     | 144 |
| Временные связи в деятельности низших уровней цент-<br>ральной нервной системы . . . . .             | 145 |
| Сравнительнофизиологические данные о временных связях . . . . .                                      | 149 |
| Условные рефлексы в онтогенезе . . . . .                                                             | 156 |
| Условные рефлексы после удаления коры полушарий в<br>раннем возрасте . . . . .                       | 163 |
| Кора полушарий, подкорковые образования и внутренние ор-<br>ганы . . . . .                           | 167 |
| Влияние раздражений коры полушарий на деятельность<br>внутренних органов . . . . .                   | 167 |



|                                                                                                        |            |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| Влияние удалений коры полушарий на вегетативные процессы . . . . .                                     | 170        |
| Условные рефлексы внутренних органов после частичных удалений коры полушарий . . . . .                 | 181        |
| Условные рефлексы на внутренние органы у животных, лишенных коры больших полушарий (неокортекса) . . . | 184        |
| О морфофизиологических основах интероцептивных условных рефлексов . . . . .                            | 197        |
| <b>Роль подкорковых образований в общей структуре условного рефлекса . . . . .</b>                     | <b>210</b> |
| Пути замыкания условных рефлексов . . . . .                                                            | 211        |
| Ретикулярная формация . . . . .                                                                        | 237        |
| Древняя и старая кора полушарий . . . . .                                                              | 256        |
| Заключение . . . . .                                                                                   | 262        |
| Литература . . . . .                                                                                   | 275        |



Беленков Никита Юрьевич  
УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС  
И ПОДКОРКОВЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ  
МОЗГА

Редактор Г. В. Архангельский  
Техн. редактор Н. М. Кокин  
Корректор М. Х. Хабусева  
Переплет художника Л. С. Эрмана

---

Сдано в набор 19.VIII 1963 г.  
Подписано к печати 4.VII 1964 г.  
Формат бумаги 84×108<sup>1/32</sup>.  
9,75 печ. л. (условных 15,99 л.) 16,78 уч.-изд. л.  
Тираж 3000 экз. МН-71

---

Издательство «Медицина»,  
Москва, Петроверигский пер., 6/8.

Типография имени Смирнова Смолблуправления по печати,  
г. Смоленск, пр. им. Ю. Гагарина, 2.

Заказ № 5175. Цена 1 р. 04 к.



















1998, 1999, 2000, 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2008, 2009, 2010, 2011, 2012, 2013, 2014, 2015, 2016, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021, 2022, 2023, 2024, 2025, 2026, 2027, 2028, 2029, 2030, 2031, 2032, 2033, 2034, 2035, 2036, 2037, 2038, 2039, 2040, 2041, 2042, 2043, 2044, 2045, 2046, 2047, 2048, 2049, 2050, 2051, 2052, 2053, 2054, 2055, 2056, 2057, 2058, 2059, 2060, 2061, 2062, 2063, 2064, 2065, 2066, 2067, 2068, 2069, 2070, 2071, 2072, 2073, 2074, 2075, 2076, 2077, 2078, 2079, 2080, 2081, 2082, 2083, 2084, 2085, 2086, 2087, 2088, 2089, 2090, 2091, 2092, 2093, 2094, 2095, 2096, 2097, 2098, 2099, 2100, 2101, 2102, 2103, 2104, 2105, 2106, 2107, 2108, 2109, 2110, 2111, 2112, 2113, 2114, 2115, 2116, 2117, 2118, 2119, 2120, 2121, 2122, 2123, 2124, 2125, 2126, 2127, 2128, 2129, 2130, 2131, 2132, 2133, 2134, 2135, 2136, 2137, 2138, 2139, 2140, 2141, 2142, 2143, 2144, 2145, 2146, 2147, 2148, 2149, 2150, 2151, 2152, 2153, 2154, 2155, 2156, 2157, 2158, 2159, 2160, 2161, 2162, 2163, 2164, 2165, 2166, 2167, 2168, 2169, 2170, 2171, 2172, 2173, 2174, 2175, 2176, 2177, 2178, 2179, 2180, 2181, 2182, 2183, 2184, 2185, 2186, 2187, 2188, 2189, 2190, 2191, 2192, 2193, 2194, 2195, 2196, 2197, 2198, 2199, 2200, 2201, 2202, 2203, 2204, 2205, 2206, 2207, 2208, 2209, 2210, 2211, 2212, 2213, 2214, 2215, 2216, 2217, 2218, 2219, 2220, 2221, 2222, 2223, 2224, 2225, 2226, 2227, 2228, 2229, 2230, 2231, 2232, 2233, 2234, 2235, 2236, 2237, 2238, 2239, 2240, 2241, 2242, 2243, 2244, 2245, 2246, 2247, 2248, 2249, 2250, 2251, 2252, 2253, 2254, 2255, 2256, 2257, 2258, 2259, 2260, 2261, 2262, 2263, 2264, 2265, 2266, 2267, 2268, 2269, 2270, 2271, 2272, 2273, 2274, 2275, 2276, 2277, 2278, 2279, 2280, 2281, 2282, 2283, 2284, 2285, 2286, 2287, 2288, 2289, 2290, 2291, 2292, 2293, 2294, 2295, 2296, 2297, 2298, 2299, 2300, 2301, 2302, 2303, 2304, 2305, 2306, 2307, 2308, 2309, 2310, 2311, 2312, 2313, 2314, 2315, 2316, 2317, 2318, 2319, 2320, 2321, 2322, 2323, 2324, 2325, 2326, 2327, 2328, 2329, 2330, 2331, 2332, 2333, 2334, 2335, 2336, 2337, 2338, 2339, 2340, 2341, 2342, 2343, 2344, 2345, 2346, 2347, 2348, 2349, 2350, 2351, 2352, 2353, 2354, 2355, 2356, 2357, 2358, 2359, 2360, 2361, 2362, 2363, 2364, 2365, 2366, 2367, 2368, 2369, 2370, 2371, 2372, 2373, 2374, 2375, 2376, 2377, 2378, 2379, 2380, 2381, 2382, 2383, 2384, 2385, 2386, 2387, 2388, 2389, 2390, 2391, 2392, 2393, 2394, 2395, 2396, 2397, 2398, 2399, 2400, 2401, 2402, 2403, 2404, 2405, 2406, 2407, 2408, 2409, 2410, 2411, 2412, 2413, 2414, 2415, 2416, 2417, 2418, 2419, 2420, 2421, 2422, 2423, 2424, 2425, 2426, 2427, 2428, 2429, 2430, 2431, 2432, 2433, 2434, 2435, 2436, 2437, 2438, 2439, 2440, 2441, 2442, 2443, 2444, 2445, 2446, 2447, 2448, 2449, 2450, 2451, 2452, 2453, 2454, 2455, 2456, 2457, 2458, 2459, 2460, 2461, 2462, 2463, 2464, 2465, 2466, 2467, 2468, 2469, 2470, 2471, 2472, 2473, 2474, 2475, 2476, 2477, 2478, 2479, 2480, 2481, 2482, 2483, 2484, 2485, 2486, 2487, 2488, 2489, 2490, 2491, 2492, 2493, 2494, 2495, 2496, 2497, 2498, 2499, 2500, 2501, 2502, 2503, 2504, 2505, 2506, 2507, 2508, 2509, 2510, 2511, 2512, 2513, 2514, 2515, 2516, 2517, 2518, 2519, 2520, 2521, 2522, 2523, 2524, 2525, 2526, 2527, 2528, 2529, 2530, 2531, 2532, 2533, 2534, 2535, 2536, 2537, 2538, 2539, 2540, 2541, 2542, 2543, 2544, 2545, 2546, 2547, 2548, 2549, 2550, 2551, 2552, 2553, 2554, 2555, 2556, 2557, 2558, 2559, 2560, 2561, 2562, 2563, 2564, 2565, 2566, 2567, 2568, 2569, 2570, 2571, 2572, 2573, 2574, 2575, 2576, 2577, 2578, 2579, 2580, 2581, 2582, 2583, 2584, 2585, 2586, 2587, 2588, 2589, 2590, 2591, 2592, 2593, 2594, 2595, 2596, 2597, 2598, 2599, 2600, 2601, 2602, 2603, 2604, 2605, 2606, 2607, 2608, 2609, 2610, 2611, 2612, 2613, 2614, 2615, 2616, 2617, 2618, 2619, 2620, 2621, 2622, 2623, 2624, 2625, 2626, 2627, 2628, 2629, 2630, 2631, 2632, 2633, 2634, 2635, 2636, 2637, 2638, 2639, 2640, 2641, 2642, 2643, 2644, 2645, 2646, 2647, 2648, 2649, 2650, 2651, 2652, 2653, 2654, 2655, 2656, 2657, 2658, 2659, 2660, 2661, 2662, 2663, 2664, 2665, 2666, 2667, 2668, 2669, 2670, 2671, 2672, 2673, 2674, 2675, 2676, 2677, 2678, 2679, 26

1. *Pharmaceutical industry* – The pharmaceutical industry is the largest of the three industries, with sales of \$10.5 billion in 1997. It is the only industry that has a significant presence in all three markets.



# ХСЛОВНИЙ РЕФЛЕКС • ПОДКОРКОВІЕ ОБРАЗОВАНА МОЗГА



**Дополнение.**



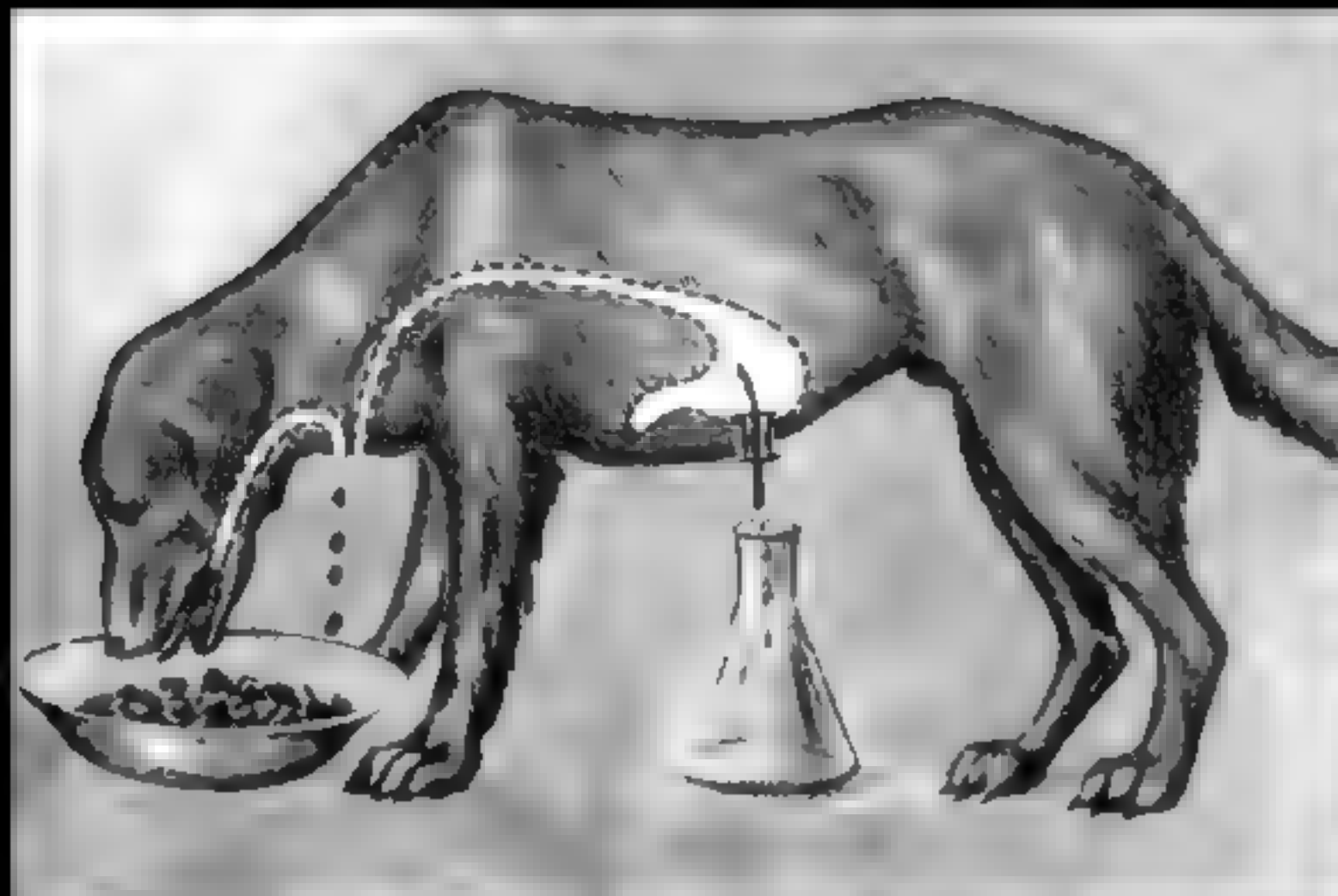
# **Метод академика И. П. Павлова выглядит так -**

**У собаки есть безусловный  
рефлекс - выделяется слюна в  
предвкушении пищи.**

**Используя повторяющийся сигнал можно  
сформировать у собаки условный рефлекс при  
котором у собаки будет выделяться слюна и  
желудочный сок.**



**Сигнал в виде зажигающейся лампы или  
звука колокольчика повторяющийся  
каждый раз перед тем как собака  
получает пищу - формирует условный  
рефлекс у собаки.**







*Иван Петрович*  
**ПАВЛОВ**

**ПОНЯТНО?**

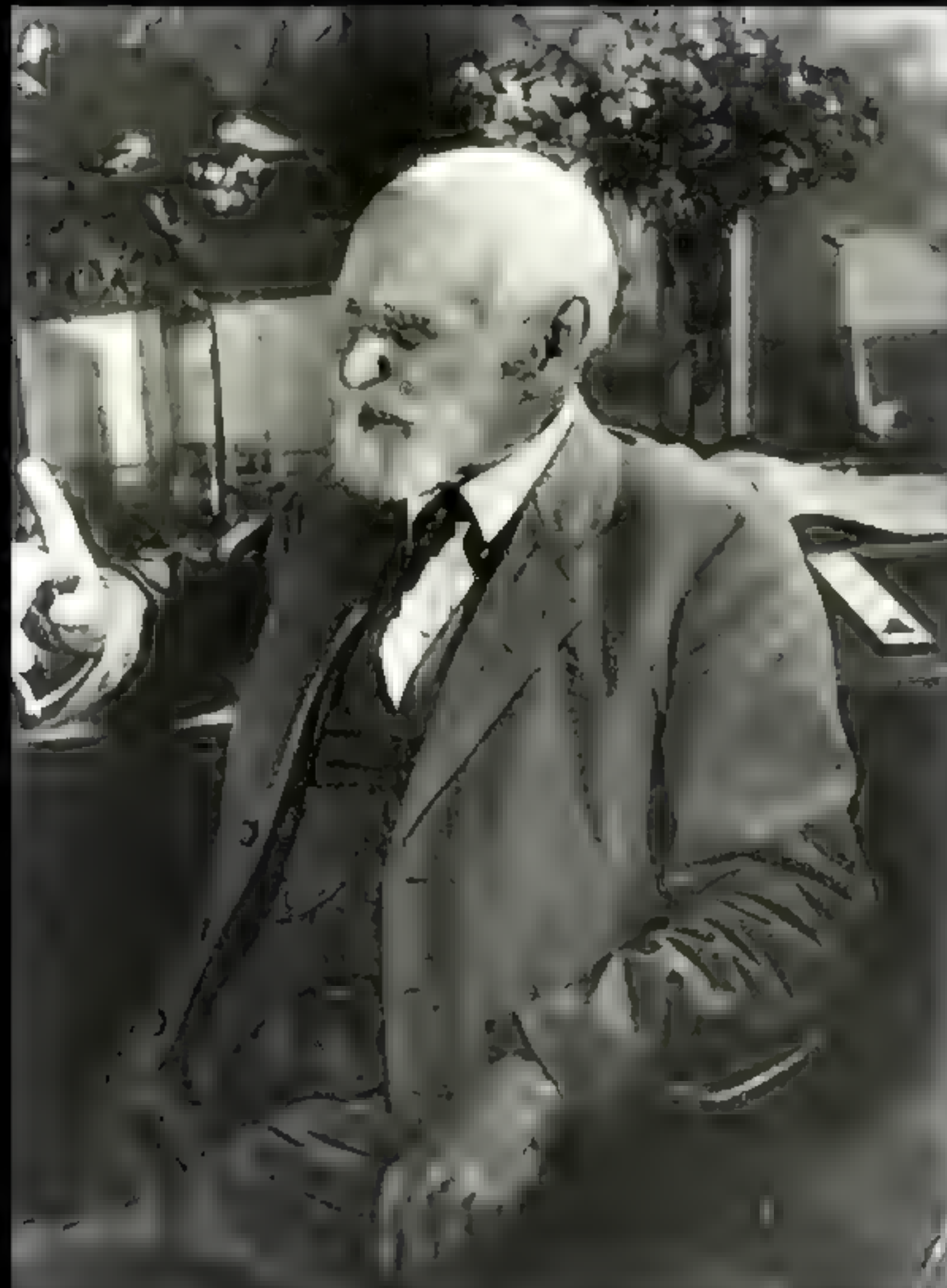


**Для того, что бы у объекта  
сформировался условный  
рефлекс, требуется СИГНАЛ +  
безусловный рефлекс объекта  
на ОЖИДАНИЕ того, что  
ПОСЛЕДУЕТ после сигнала  
установки.**



**Если после сигнала в виде  
зажигаящейся лампы  
собака КАЖДЫЙ РАЗ  
получает ВКУСНУЮ пищу,  
то у собаки формируется  
устойчивый условный  
рефлекс, в виде ХОРОШЕГО  
настроения и выделения  
желудочного сока и  
слюны.**

**Понятно?**





# Условия выработки условных рефлексов

- Условные рефлекс создается на базе безусловного.
- Начало действия условного раздражителя (сигнал) должно предшествовать началу действия безусловного подкрепления (стимул). Если стимул достигается, интерес к сигналу сразу утрачивается.
- Необходимо многократное повторение комбинации условного и безусловного раздражителей (сигнал — стимул).
- Оптимальное состояние организма (здоровье), и в первую очередь состояние коры больших полушарий;
- Отсутствие посторонних сигналов как из внешней среды, так и от внутренних органов.

**Вот наглядно как  
это работает.  
Понятно?**





**А если КАЖДЫЙ РАЗ когда  
зажигается лампа собаке не  
давать ВКУСНУЮ пищу, а давать  
разряд тока, то у собаки  
сформируется условный  
рефлекс при котором у собаки  
КАЖДЫЙ РАЗ при включении  
лампы будет возникать  
ураганное чувство паники и  
страха.**

**ПОНЯТНО?**







*Иван Петрович*  
**ПАВЛОВ**

**Повторяю для особенных,  
чтобы, у объекта  
сформировался условный  
рефлекс, объект  
ОБЯЗАТЕЛЬНО должен  
испытывать  
ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ эмоции  
КАЖДЫЙ РАЗ когда вы  
используете сигнал  
установки! КАЖДЫЙ РАЗ!  
ПОЛОЖИТЕЛЬНЫЕ эмоции!**





Иван Петрович  
ПАВЛОВ

**Но, если вместо вкусняшек  
объект раз за разом получает  
огорчения, то вместо  
выделения слюны и  
желудочного сока объект будет  
рычать, лаять, кусаться, и  
выражаться нецензурно.**

**Ясно?**

**Только дебил будет ожидать от  
объекта положительных эмоций к  
тому, кто НЕ ВЫЗЫВАЕТ у объекта  
положительных эмоций.**



**ТОЛЬКО И ТОЛЬКО при  
МНОГОКРАТНОМ и ПОВТОРЯЮЩЕМСЯ  
ИЗ РАЗА В РАЗ действии, у объекта  
установки формируется  
УСТОЙЧИВЫЙ и БЕССОЗНАТЕЛЬНЫЙ  
условный рефлекс на сигнал.**



# Запомнил?